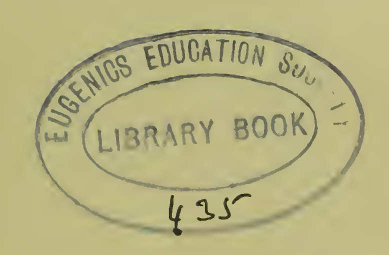

22200067634


EUGENICS EDUCATION SOC
LIBRARY BOOK
435

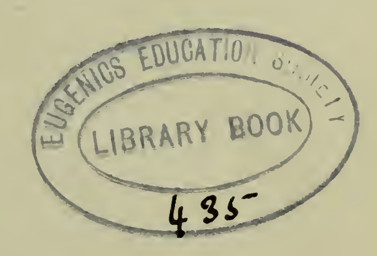
Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes

Zwei Vorträge,
gehalten in der Gesamtsitzung der naturwissenschaftlichen und der medizinischen Hauptgruppe der 84. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Münster i. W.
am 19. September 1912

von

C. Correns Münster i. W. und **R. Goldschmidt** München

Erweiterte Fassung



Mit 55 Abbildungen

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1913

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin.

I. Vortrag:

Experimentelle Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes

von

C. Correns

Mit 10 Abbildungen

Vorwort

Als ich am Abend vor dem Vortrage mit der Tram vom Festmahl heimfuhr, konnte ich eine kurze Unterhaltung neben mir zwischen zwei mir gänzlich unbekannten Herren nicht überhören. Herr A machte unter anderm Herrn B darauf aufmerksam, daß morgen die zwei Vorträge über Geschlechtsbestimmung gehalten würden, die müsse man sich doch anhören, worauf Herr B nur erwiderte: „Stimmt eh' nit".

Dieser lakonische Ausspruch gibt gewiß den resignierten Standpunkt sehr Vieler wieder, die von vornherein jede Beantwortung des Problems der Geschlechtsbestimmung als aussichtslos ansehen. Der Zweck unserer Vorträge war aber auch gar nicht der, eine in sich geschlossene Lösung zu geben. Sie sollten den derzeitigen Standpunkt unserer Kenntnisse zeigen. Wenn mir das aber auch nur einigermaßen gelungen ist, wird der geduldige Leser meines Vortrages mit mir die Überzeugung haben, daß wir zwar zurzeit noch keine in jedem Punkte einwandfreie Theorie der Geschlechtsbestimmung zu geben vermögen, daß wir aber doch auf dem Wege sind, der zur definitiven Lösung führen muß.

Mit Absicht sind die Voraussetzungen für eine Theorie der Geschlechtsbestimmung (S. 12—37) und die Ergebnisse der Bastardierungsversuche mit gemischt- und getrenntgeschlechtigen Pflanzen (S. 43—55) relativ eingehend behandelt und ist dafür nur ein Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung gründlich besprochen worden. Da diese letztere in anderen Darstellungen eingehend behandelt worden ist und in Zukunft noch mehr behandelt werden wird, schien mir ein Ausgleich wünschenswert. Aus demselben Grunde wurden auch die botanischen Ergebnisse besonders berücksichtigt.

Die Literatur konnte nicht vollständig aufgezählt werden; ich verweise ihretwegen auf die kritischen Sammelreferate:

Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen, Biolog. Centralbl. Bd. XXXII, Nr. 1—3 (1912). De Meijere, J. C. H., Über getrennte Vererbung der Geschlechter, Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie, 1911, Heft 5 u. 6. Bugnion, E., Les cellules sexuelles et la détermination du sexe, Bull. Soc. Vaudoise d. Scienc. natur. Vol. LXVI, Nr. 169 (Juin 1910).

Von älteren zusammenfassenden Darstellungen seien genannt:

Cuénot, L., Sur la détermination du sexe chez les animaux, Bull. scient. de la France et de la Belg. T. 32, p. 462 (1899). Beard, J., The Determination of Sex in Animal Development, Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 16, S. 703 (1902).

Ferner die Darstellungen der neuen Vererbungsgesetze, in denen auch die Frage der Geschlechtsbestimmung behandelt wird:

Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1911. Haecker, V., Allgemeine Vererbungslehre, II. Aufl., Braunschweig 1912. Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911. Bateson, W., Mendels Principles of Heredity, Cambridge 1909.

Kurz orientieren über diese Gesetze unter anderem meine „Neuen Vererbungsgesetze“, Berlin 1912. Endlich darf ich wohl auf „Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen“ (Berlin 1907) hinweisen, in der manche Punkte, vor allem auf botanischem Gebiet, ausführlicher als hier behandelt sind.

Münster i. W., Weihnachten 1912

Inhaltsübersicht

Hochansehnliche Versammlung!

I.

Einleitung.

Die Frage: Knabe oder Mädchen? gehört zu jenen Problemen der allgemeinen Physiologie, die das Interesse am frühesten und am stärksten beschäftigt haben; vielleicht steht sie überhaupt an erster Stelle. Zu diesem Schlusse können wir wenigstens kommen, wenn wir die Zahl der darüber geäußerten Ansichten als Maßstab nehmen. Wir wissen schon, was für eine Vorstellung Aristoteles sich gebildet hatte, und am Ende des 17. Jahrhunderts soll Drelincourt[1]), der Professor der Anatomie in Leyden war, bereits nicht weniger als 262 verschiedene Theorien der Geschlechtsbestimmung gekannt haben. Auch seitdem sind Forschung und Phantasie nicht untätig geblieben, sondern haben Hypothese auf Hypothese gehäuft. Unser wirkliches Wissen von einem Problem pflegt nun umgekehrt proportional zu sein zu der Zahl der darüber geäußerten Ansichten, und schon daraus können Sie entnehmen, daß der Stand unserer sicheren Kenntnisse über die Geschlechtsbestimmung lange Zeit hindurch ungewöhnlich niedrig war.

Solange man über das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung selbst im unklaren war, war überhaupt keine tiefere Einsicht zu erwarten. Aber erst seitdem man das Problem nicht mehr allein für den Menschen und die ihm am nächsten stehenden Haustiere zu lösen versucht hat, sondern vergleichend auch andere Organismen heranzog, sind wir eigentlich über das Raten wesentlich hinausgekommen. Freilich melden sich auch immer wieder Zweifel, wie weit eine solche zusammenfassende Betrachtung aller Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung zulässig sei. Gerade die Ergebnisse der letzten Jahre ermutigen jedoch dazu; neben vielen

[1]) De conceptione adversaria, Leyden 1885, cit. nach E. Bugnion, Les cellules sexuelles etc., p. 297.

Widersprüchen im Einzelnen hat sich doch soviel Übereinstimmung gezeigt, daß wir annehmen dürfen, im Prinzip wenigstens verhielten sich hinsichtlich der Geschlechtsbestimmung nicht nur die verschiedenen Tierklassen, sondern auch die damit einzig vergleichbaren Blütenpflanzen gleich. Deshalb habe ich als Botaniker eine Berechtigung, das ganze Problem vor Ihnen aufzurollen.

Die Fortschritte der neuesten Zeit. Die Fortschritte der letzten Zeit haben aber nicht nur diese prinzipielle Übereinstimmung beider Reiche gelehrt, sondern auch den Ausblick auf eine definitive Lösung der uralten Frage geöffnet. Wir verdanken sie zwei Forschungsrichtungen: erstens dem Studium der feineren Vorgänge bei der Kernteilung jener Zellen, die zu Keimzellen werden, und zweitens der experimentellen Vererbungslehre, die seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze einen staunenswerten Aufschwung genommen hat.

Es ist die dankbare Aufgabe meines Kollegen Goldschmidt, Ihnen zu zeigen, wie sich seit den bahnbrechenden Untersuchungen Henkings, Mc Clungs, Wilsons, Boveris und anderer bei vielen Tieren ein feiner Unterschied in der Zusammensetzung der Zellkerne beim männlichen und weiblichen Geschlechte nachweisen läßt, wie dieser Unterschied auf die Keimzellen zurückgeht und für sich allein genommen schon weitgehende Schlüsse auf die Art der Geschlechtsbestimmung zu ziehen gestattet. Ich darf Ihnen über die experimentellen Untersuchungen der letzten Zeit berichten. Beide Wege der Untersuchung sind unabhängig voneinander eingeschlagen worden und verliefen bis jetzt auch zumeist unabhängig voneinander. Daß ihre Ergebnisse trotzdem zumeist miteinander in Harmonie stehen, ist besonders erfreulich und beweist wohl, daß wir endlich auf dem rechten Wege sind. Die definitive Lösung wird sich nur durch das Zusammenarbeiten beider Forschungsrichtungen ergeben, unter sorgfältiger Abwägung der Tragweite der Ergebnisse beider Richtungen.

Bei dem außerordentlichen Umfang des Materials gerade für den Teil des Problemes, den ich zu erörtern habe, und bei der Unmöglichkeit, die oft strittigen Einzelfragen in einem kurzen Bericht darzustellen, muß ich mich auf das beschränken, was mir in prinzipieller Hinsicht am wichtigsten zu sein scheint, und kann vieles nicht oder nur andeutungsweise erwähnen.

Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes lautet unser Thema.

Voraussage und Bestimmung des Geschlechtes.

Warum wir Vererbung und Bestimmung unterscheiden, wird aus dem Folgenden klar werden. Einstweilen möchte ich gleich an eins erinnern, um Ihre Erwartungen nicht zu sehr zu täuschen. Man kann das Problem der Bestimmung von der praktischen Seite anfassen; dann läuft es darauf hinaus, willkürlich das Entstehen eines bestimmten Geschlechtes zu veranlassen. Hierfür besteht beim großen Publikum natürlich ein besonderes Interesse. Wir werden uns aber auf den theoretischen Standpunkt stellen und zunächst nur fragen, auf welche Weise das Geschlecht überhaupt bestimmt wird. Beide Standpunkte sind bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängig. Es ist denkbar, daß die praktische Lösung gefunden wird, ohne daß, zunächst wenigstens, die theoretische Lösung gelänge. Und es ist zurzeit recht wahrscheinlich, daß sich aus der theoretischen Lösung, wenn sie einmal feststeht, der Beweis ergeben wird, daß eine völlig willkürliche Bestimmung unmöglich ist. Wir werden kaum darüber hinauskommen, mehr als die Chancen angeben zu können, günstigstenfalls sie zu verschieben. — Mit den bescheideneren Ansprüchen derer, die das Geschlecht des Embryos im einzelnen Falle vor der Geburt vorhersagen wollen, brauchen wir uns hier, wo wir seine Bestimmung behandeln sollen, nicht zu befassen. Es ist denkbar, daß die serobiologischen Untersuchungen, durch die neuerdings Abderhalden und Kiutsi[1]) den schwangeren Zustand ganz frühzeitig festzustellen vermochten, bei weiterer Ausbildung einmal auch eine Feststellung des Geschlechtes des Embryos vor der Geburt ermöglichen werden. Ist es doch schon ganz sicher, daß sich die beiden Geschlechter später tiefgehend in ihrem Stoffwechsel unterscheiden[2]); wahrscheinlich ist das auch schon im embryonalen Zustand der Fall. Jedenfalls ist dieser Weg aussichtsvoller als der, aus Merkmalen des vorhergehenden Kindes auf das

[1]) Abderhalden, E. und Miki Kiutsi: Biologische Untersuchungen über Schwangerschaft. (Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 77, 1912, S. 249.)

[2]) Ein hübsches Beispiel dafür hat ganz neuerdings Steche gefunden: bei den pflanzenfressenden Raupen haben die Weibchen eine andere, auf einer verschiedenen Zersetzung des Chlorophylls beruhende Färbung der Haemolymphe, als die Männchen. (Die „sekundären" Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechtes. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre, Bd. VIII. 1912. S. 284.)

Geschlecht des nächstfolgenden zu schließen, wie es noch ganz neuerdings ein englischer Anatom (mit Hilfe der Orientierung der Nackenhaare!) für nicht unmöglich gehalten hat.

Scharfe Trennung der Geschlechter. Unwillkürlich denkt jedermann bei Geschlechtsbestimmung zunächst an die Verhältnisse, wie sie uns beim Menschen und bei den Haustieren entgegentreten: an den ausgeprägten Gegensatz von männlichem und weiblichem Geschlecht. Diese Form der Geschlechtstrennung ist außerordentlich verbreitet; sie ist im Tierreich (bei den Metazoen) fast überall zu finden und auch bei den Pflanzen leicht nachzuweisen. Hanf und Hopfen, Spinat und Brennessel, Dattel und Feige, Eibe und Wacholder seien als Beispiele unter den Blütenpflanzen genannt.

Das Geschlechtsverhältnis. Männliche und weibliche Individuen treten hier in einem bestimmten Zahlenverhältnis auf, das meist ungefähr 1 : 1 ist. Gewöhnlich gibt man an, wieviel männliche Individuen auf hundert weibliche vorhanden sind. Diese Zahl ist für jede Spezies charakteristisch, zuweilen sogar für die einzelnen Rassen, die sich bei einer Spezies wieder unterscheiden lassen. Beim Menschen ist sie annähernd 106 (auf 100 Mädchengeburten fallen also etwa 106 Knabengeburten) und sie ist zum Beispiel fast genau gleich bei einer gemeinen Unkrautpflanze, Mercurialis annua, dem Bingelkraut.

Sehr auffällige Abweichungen sind selten. Die mir bekannten Extreme sind 100 Weibchen: 819 Männchen bei gewissen Spinnen und 100 Weibchen zu 16,6 Männchen bei gewissen Tintenfischen. Nicht nur in diesen besonderen Fällen, sondern ganz allgemein entsprechen die festgestellten Zahlen nicht dem „primären“ (Gutherz), „idealen“ Geschlechtsverhältnis, d. h. dem Verhältnis der künftigen Männchen und Weibchen unter den eben befruchteten Eiern. Dieses primäre Verhältnis ist wohl noch nie festgestellt worden, obwohl es sich auf zytologischem Wege, wenn auch nur bei manchen Objekten und nur mit außerordentlicher Mühe, mit einiger Sicherheit ermitteln ließe; alle bekannten Zahlen sind später, bei der Geburt oder noch später, an erwachsenem im Freien gefundenem Material, eruiert worden. Je später es ermittelt wird, desto weniger wird aber das beobachtete

Verhältnis dem primären gleichen. Ein allbekanntes Beispiel, wie sich mit dem Alter das Sexualverhältnis ändert, bietet der Mensch. Da die Knaben an den Totgeburten und Fehlgeburten stärker beteiligt sind als die Mädchen, muß vor der Geburt die Verhältniszahl für die Knaben günstiger, größer als 106, sein; während des Heranwachsens wird sie immer ungünstiger, bis sie schließlich unter 100 herabgeht.

Besonders auffällige Unterschiede, je nach der Rasse innerhalb derselben Spezies, zeigt der Hanf. Hier hat man bei einer Sorte an 40000 Pflanzen das Verhältnis 100 : 87 (Heyer), bei einer anderen an 60000 das Verhältnis 100 : 65 (Fisch) feststellen können. Auch die verschiedenen Menschenrassen haben zum Teil deutlich verschiedene Verhältniszahlen, so auf Kuba (nach Heape) die Weißen 100 : 107,1, die Neger 100 : 96,8. — Man muß natürlich erwarten, daß jede Sippe mit dem für sie charakteristischen Geschlechtsverhältnis auskommt, ohne daß man wohl in jeder Abweichung eine Anpassung zu suchen braucht.

Trotz aller Fehlerquellen, die sich einer exakten Ermittlung entgegenstellen, ist dieses Geschlechtsverhältnis für uns sehr wichtig. Denn ob irgend ein Eingriff auf die Geschlechtsbestimmung wirkt, können wir zumeist nur an einer Verschiebung des „normalen“ Verhältnisses der Geschlechter erkennen, d. h. des Verhältnisses, das sich bei den durchschnittlichen äußeren Bedingungen zeigt. Man muß dabei unbedingt über große Zahlen verfügen und sie mit der nötigen Kritik betrachten. Es fällt uns z. B. sehr auf, wenn die 8 oder 10 Kinder eines Elternpaares alle Knaben oder alle Mädchen sind, und man ist geneigt, sich nach irgend einem besonderen Grund dafür umzusehen. Untersucht man aber statistisch, wie oft derartige Familien vorkommen, was schon A. Geißler getan hat und neuerdings z. B. wieder F. A. Wood[1]), so findet man, daß sie nicht häufiger und nicht seltener sind, als es die Wahrscheinlichkeitsrechnung verlangt, wenn bei dem gegebenen Geschlechtsverhältnis 100 : 106 der Zufall allein über das Geschlecht der Kinder entscheidet.

[1]) Woods, Frederick A., The Non-Inheritance of Sex in Man. Biometrika, Vol. V. S. 73—78 (1906).

Primärer und sekundärer Herm-aphroditismus.

Diese ausgesprochene Form der Geschlechtertrennung in Männchen und Weibchen ist aber nicht die einzige Art der Geschlechtsdifferenzierung und auch nicht die älteste. Wir müssen uns vielmehr vorstellen, daß sie etwas sekundär Erworbenes ist, denn die verschiedensten Überlegungen führen uns zu der Überzeugung, daß sie sowohl im Tier- als im Pflanzenreich aus der Zwittrigkeit, dem Hermaphroditismus, hervorgegangen ist, und zwar nicht ein einziges Mal, in einem einheitlichen Stammbaum, sondern wiederholt in getrennten phylogenetischen Entwicklungslinien. Allein in einer Gruppe niederer Pflanzen, bei den Algen, lassen sich verschiedene solche unabhängige Linien nachweisen, die mit dem zwittrigen Zustand beginnen und mit dem getrenntgeschlechtigen abschließen.

Unter solchen Umständen leuchtet die Berechtigung der schon aufgeworfenen Frage ein, ob der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung im einzelnen überall wirklich derselbe ist, wenn auch im großen und ganzen, im Prinzip, Übereinstimmung herrscht. Unsere Ergebnisse weisen in der Tat deutlich auf die Existenz dessen, was man Konstruktionsvariationen einer Grundform nennen könnte, hin.

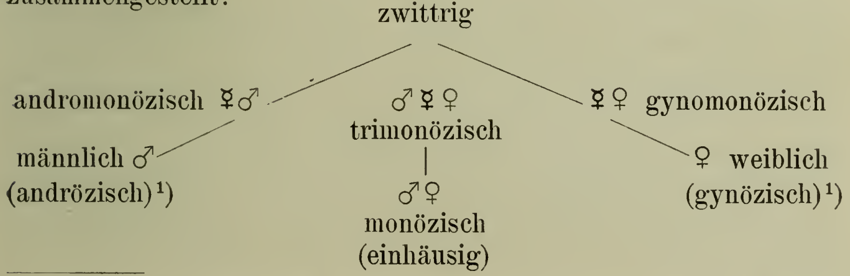
Die Zwischenstufen haben sich vor allem im Pflanzenreich erhalten, in einem Reichtum und einer Mannigfaltigkeit, von der man sich selten Rechenschaft gibt; hier ist die Zwittrigkeit auch zumeist primär. Im Tierreich scheint der Hermaphroditismus dagegen, wenigstens bei den Metazoen, sekundärer Natur zu sein, was sich oft schon durch den deutlichen Zusammenhang mit einer bestimmten, ebenfalls sekundär erworbenen Lebensweise des Tieres verrät. Speziell das Festsitzen und Parasitieren haben, wie leicht verständlich, oft auch wieder zur Ausbildung der beiderlei Geschlechtszellen im selben Individuum geführt. Man denke an den Wurm Rhabdonema nigrovenosum, wo die freilebende Generation getrenntgeschlechtig, die parasitische zwittrig ist. — Ich möchte also die alte Frage, ob der getrenntgeschlechtige oder der zwittrige Zustand der ursprüngliche sei, dahin beantworten, daß dem getrenntgeschlechtigen ein zwittriger vorangegangen sein muß, daß die Pflanzen ihn noch oft beibehalten haben, die heutigen zwittrigen Tiere aber (wenigstens zumeist) nicht auf ihm stehen geblieben sind, sondern ihn erst nachträglich wieder erlangt haben. Er muß dann aber seinem inneren Wesen nach von dem ursprünglichen Zwitterzustand verschieden sein, denn wenn irgendwo die phylo-

genetische Entwicklung auf ein früheres Stadium zurückfällt, geschieht es nur scheinbar, äußerlich. Irgendwelche Schlüsse zu ziehen aus diesem sekundären zwittrigen Zustand der Tiere auf den primären, wie wir ihn etwa bei der Mehrzahl der Blütenpflanzen finden, scheint mir deshalb kaum zulässig zu sein. Das geht gewiß auch nicht in den Fällen an, wo bei sonst getrenntgeschlechtigen Pflanzen nur einzelne teilweise oder ganz zwittrige Individuen auftreten, wie wir das später bei der zweihäusigen Wiesenlichtnelke (Melandrium) noch sehen werden. Denn deren äußerst seltene zwittrige Stöcke unterscheiden sich schon durch ihre Nachkommenschaft von echten Zwittern (S. 54).

Zwischenstufen, die den hermaphroditischen und den rein getrennt-geschlechtigen Zustand verbinden.

Werfen wir nun einen Blick auf die Zwischenformen, die, wie wir schon sahen, vor allem im Pflanzenreich den zwittrigen mit dem völlig getrenntgeschlechtigen Zustand verbinden, und die von Linné als polygam bezeichnet worden sind. Aus der zwittrigen Blüte entsteht, durch Unterdrückung der Staubblätter die weibliche, durch Unterdrückung der Fruchtblätter die männliche Blüte.

Es schieben sich nun zunächst zwischen die Individuen mit lauter zwittrigen Blüten und jene mit lauter eingeschlechtigen, männlichen oder weiblichen Blüten Individuen ein, die zwittrige und männliche oder zwittrige und weibliche oder endlich zwittrige und männliche und weibliche Blüten tragen. Im ersten Fall spricht man von Andromonöcie, im zweiten von Gynomonöcie, im dritten von Trimonöcie. Endlich kommen männliche und weibliche Blüten beim selben Individuum vor, bei der einfachen Monöcie oder Einhäusigkeit. Alle diese Fälle sind im folgenden Schema zusammengestellt:



---

[1]) Diese Bezeichnungen sind von M. von Uexküll-Gyllenband (Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen, Bibl.

Diese bei den höheren Pflanzen ganz augenfälligen Zwischenstufen lassen sich wohl auch auf das Tierreich übertragen, je nachdem eine Keimdrüse nur einerlei oder zweierlei Keimzellen bildet; gewöhnlich faßt der Zoologe sie aber alle unter dem Begriff „zwittrig“ zusammen. Wir werden im Folgenden, um Unklarheiten zu vermeiden und einen kurzen Ausdruck zu haben, einen Organismus, der männliche und weibliche taugliche Keimzellen hervorbringt, mag er nun zwittrig im engeren Sinne, andromonözisch, gynomonözisch, trimonözisch oder einfach monözisch sein, gemischtgeschlechtig nennen.

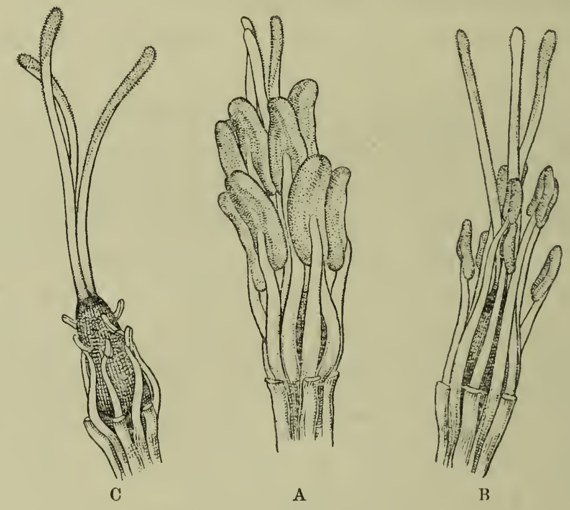


Fig. 1. Silene dichotoma.
A Staubgefäße und Stempel aus der Blüte einer zwittrigen Pflanze, B, C ebenso aus Blüten weiblicher Pflanzen und zwar C von einer echt weiblichen, B von einer Pflanze mit „kontabeszenten“ Antheren. B und C verhalten sich auch hinsichtlich der Geschlechtsvererbung verschieden. Kelch und Kronblätter sind entfernt. Sämtliche Blüten standen eben vor dem Aufblühen.

Die Individuen einer Spezies können nun alle unter sich übereinstimmen, z. B. alle zwittrig, oder alle trimonözisch (z. B. die Körbchenblütlerin Dimorphotheca pluvialis) oder einhäusig (z. B. der Kürbis und die Gurke) sein. Oder es lassen sich bei einer Art zweierlei oder dreierlei oder gar noch mehr verschiedene Individuen unterscheiden. Dabei kann nur eine Geschlechtsform, z. B. die gynomonözische, diese aber in mehreren Abstufungen auftreten, so, daß die einen Individuen aus inneren Gründen relativ mehr

---

Botan., Heft 52, 1901) eingeführt worden; sie haben vor den deutschen Worten den Vorzug, daß sie sich für Zusammensetzungen besser eignen.

weibliche Blüten bilden als andere, oder es können sich verschiedene Geschlechtsformen nebeneinander finden, oder es kann sogar beides zugleich vorkommen. Den Grenzfall, rein weibliche und rein männliche Individuen, kennen wir schon. Es kommen aber auch, und das findet sich recht häufig, gleichzeitig zwittrige und weibliche oder gynomonözische und weibliche Individuen vor, bei den Gynodiözisten; seltener ist, daß neben zwittrigen noch männliche vorkommen, bei den Androdiözisten, oder zwittrige, männliche und weibliche, bei den Triözisten. Endlich können selbst männliche, andromonözische, zwittrige, gynomonözische und weibliche Individuen, die Zwischenformen sogar wieder in mannigfaltigen Abstufungen, bei derselben Spezies (Silene inflata) vorkommen. Gynodiözie ist z. B. bei den Lippenblütlern und Nelkengewächsen recht verbreitet; das oft als Küchengewürz gezogene Bohnen- oder Pfefferkraut (Satureia hortensis) und Silene dichotoma (Fig. 1) seien als Beispiele genannt.

Von all diesen mannigfaltigen Verhältnissen ist im Tierreich, aus leicht verständlichen Gründen, wenig zu finden: Androdiözie wird für Cirrhipeden und Nematoden, Gynodiözie als gelegentliches Vorkommen für Mollusken angegeben. Ganz neuerdings hat Schoenemund[1]) für die Pseudoneuroptere Perla marginata ebenfalls Gynodiözie, offenbar als regelmäßiges Vorkommen, beobachtet; andere Perla-Arten (maxima und cephalotus) sind rein getrenntgeschlechtig.

Die Geschlechtsbestimmung bei den Zwischenstufen.

Natürlich gibt es auch überall da ein Geschlechtsbestimmungsproblem, wo eine Spezies in mehreren Geschlechtsformen auftritt, auch wenn es sich nicht um die Scheidung in männlich und weiblich handelt. Einstweilen sind jedoch erst wenige Fälle solcher Zwischenformen, nur Gynodiözisten, eingehend untersucht worden. Wir können hier auf die Ergebnisse hinsichtlich der Geschlechtsbestimmung nicht näher eingehen und werden uns mit gelegentlichen Hinweisen begnügen müssen (S. 17, 26). Es ist auch noch fraglich, wie weit sie, ja, ob sie überhaupt für unser eigentliches Problem, die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes bei völlig getrenntgeschlechtigen Organismen, von Bedeutung sind.

---

[1]) Schoenemund, E., Zur Biologie und Morphologie einiger Perla-Arten. Zoolog. Jahrb. Bd. 34, Abt. f. Anatomie, 1912.

Soviel ist ja von vornherein gewiß klar: wenn bei einer Art neben eingeschlechtigen Individuen noch gemischtgeschlechtige vorkommen, z. B. neben weiblichen noch zwittrige, so kann die Geschlechtsvererbung und -bestimmung nicht so verlaufen wie bei einer Art mit ausschließlich getrenntgeschlechtigen, männlichen und weiblichen Individuen. Denn im letzteren Falle ist jede der zwei Individuenklassen in ihrer Existenz auf die andere angewiesen, im ersteren Falle aber wohl die eine Klasse auf die andere (bei Gynodiözie die weibliche auf die zwittrige), diese ist jedoch unabhängig und kann sich selbst auch isoliert wieder hervorbringen. Würde bei dem gynodiözischen Bohnenkraut die Geschlechtsbestimmung so verlaufen, wie sie sich wahrscheinlich bei den getrenntgeschlechtigen Pflanzen abspielt, so würde die weibliche Form innerhalb weniger Generationen verschwinden; und würde der für das Bohnenkraut nachgewiesene Modus auch für die getrenntgeschlechtigen Pflanzen gelten, so würde deren ganze Existenz schon nach einer Generation vernichtet sein.

Der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung: Ein getrenntgeschlechtiger Organismus entsteht, wie ein gemischtgeschlechtiger, bekanntlich durch die Vereinigung zweier Keimzellen, einer männlichen und einer weiblichen, z. B. eines Spermatozoons und eines Eis. Aus der befruchteten Eizelle geht zunächst der Embryo und aus diesem der fertige Organismus hervor. Überlegt man sich nun, auf welchem Zeitpunkt das Geschlecht des neuen Wesens wirklich festgelegt sein kann, so sind drei Möglichkeiten vorhanden.

progam, Erstens könnte das Geschlecht schon schon vor der Befruchtung fest bestimmt sein. Selbstverständlich käme dann nur eine Art Keimzellen in Betracht, entweder die des weiblichen oder die des männlichen Geschlechtes. Die andere Art Keimzellen und die Vereinigung beider bei der Befruchtung könnte gar keine Rolle mehr spielen. Es müßte endlich die eine Hälfte der in Betracht kommenden Keimzellen für das eine, die andere Hälfte für das andere Geschlecht vorher bestimmt sein. Diese progame Bestimmung hat bis in die neueste Zeit viele Verteidiger gefunden, wobei man fast immer die Eizellen zur Hälfte für das männliche, zur Hälfte für das weibliche Geschlecht festgelegt und die

Spermatozoen einflußlos sein ließ. Ich nenne nur Beard[1]), von Lenhossék[2]) und O. Schultze[3]) als Vertreter dieser Ansicht.

syngam, Zweitens könnte die Bestimmung des Geschlechtes bei der Vereinigung der Keimzellen, syngam, erfolgen. Man kann sie sich dann wohl nur so vorstellen, daß zwar die Keimzellen von vornherein eine bestimmte geschlechtliche Tendenz erhielten, daß aber die Entscheidung darüber, welche Tendenz den Embryo beherrschen solle, erst bei der Vereinigung falle, etwa so, wie auch bei anderen Eigenschaften zwar jede Keimzelle schon eine bestimmte, entsprechende Anlage besitzt, aber erst mit der Befruchtung feststeht, welche von ihnen der Nachkomme entfalten wird. Die Bestimmung ist dann aber gar nicht rein syngam. Eine andere Vorstellung, daß die Keimzellen überhaupt noch keine Tendenz besäßen, und diese erst bei der Befruchtung neu entstünde, dürfte heutzutage nicht mehr ernsthaft diskutierbar sein. Hier wäre die Entscheidung rein syngam.

epigam. Drittens wäre es möglich, daß auch in der befruchteten Eizelle zunächst noch keine definitive Entscheidung über das Geschlecht gefallen wäre; sie müßte dann erst bei der Entwicklung zum Embryo oder noch später, epigam, geschehen. — Daß wir daraus, daß der Embryo in der ersten Zeit äußerlich indifferent ist und wir ihm sein Geschlecht zunächst nicht ansehen können, noch nicht schließen dürfen, sein Geschlecht sei noch nicht fest bestimmt, darüber kann kein Zweifel mehr herrschen. Wir brauchen es ja einer Pflanze auch nicht vor der Blüte schon anzusehen, was für eine Farbe ihre Blumenblätter besitzen werden.

Bei der progamen und syngamen Bestimmung könnten innere Anlagen und äußere Einflüsse eine Rolle spielen, bei der epigamen dagegen, wie man leicht einsehen wird, nur noch äußere, d. h. außerhalb des Embryos liegende Einflüsse. Denn die inneren Anlagen des Embryos sind mit der Befruchtung gegeben. Dagegen brauchte die epigame Änderung, falls sie wirklich einträte, durchaus nicht bloß äußerlich, eine „Modifikation" zu sein, es könnten recht gut auch die inneren Anlagen getroffen werden.

---

[1]) Beard, J., The Determination of Sex in Animal Development. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 16 (1902), S. 703.

[2]) Lenhossék, M. v., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

[3]) Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 63 (1903), S. 197.

Diese Einteilung der möglichen Fälle ist ganz konsequent, sie reicht aber nicht aus, weil die Verhältnisse komplizierter sind. Man kommt bei der Geschlechtsbestimmung nicht mit der einmaligen Wirkung einer einzigen Ursache aus.

Wir müssen etwas weiter ausholen.

II.

Primäre und sekundäre Geschlechts-charaktere.

Von den Unterschieden zwischen den beiden Geschlechtern kommt in erster Linie natürlich die verschiedene Ausbildung der Keimdrüsen in Betracht, die entweder Eizellen oder Spermatozoen liefern. Darauf beruht der primäre Geschlechtscharakter eines Individuum. Mit ihm ist dann das Auftreten einer ganzen Reihe anderer Merkmale, enger oder lockerer, verbunden, die man als sekundäre Geschlechtscharaktere zusammenzufassen pflegt. Ich brauche kaum an den Bart des Mannes, das lange Haar der Frau, an das Geweih des Hirsches oder Rehbocks, an das bunte Federkleid des Pfauenhahns zu erinnern. Im einzelnen scheint freilich keine rechte Grenze zwischen primären und sekundären Charakteren zu existieren.

Für einen Teil der Geschlechtscharaktere werden besondere Anlagen vorhanden sein, von denen entweder die einen oder die andern entfaltet werden, je nachdem sich ein Männchen oder ein Weibchen entwickelt. Dazu werden die meisten primären Sexualcharaktere gehören. Andere Geschlechtscharaktere werden bei beiden Geschlechtern auf denselben Anlagen beruhen, die nur unter den korrelativen Einflüssen von den primären Sexualcharakteren her in verschiedener Weise entfaltet werden. Hierher mögen viele sekundäre Charaktere, z. B. der Bart des Mannes und das lange Haar der Frau, gehören. Auch in den Fällen extremer Verschiedenheit zwischen Männchen und Weibchen, wie sie z. B. Bonellia oder Dinophilus zeigen, wird es sich (von den primären Sexualcharakteren abgesehen) um dieselben nur sehr verschieden entfalteten Anlagen handeln können.

Es ist nun eine Tatsache von besonderer theoretischer Tragweite, daß jedes Geschlecht außer den eigenen primären und sekundären Merkmalen, die es entfaltet zeigt, und an denen wir es erkennen, auch noch die Möglichkeit besitzt, die Merkmale des anderen Geschlechtes hervorzubringen. Für gewöhnlich sind diese freilich versteckt, latent, so daß nichts davon zu sehen ist. Gelegentlich kommen sie aber doch zum Vorschein. Das geschieht z. B. mit dem Altern — ich erinnere an die „Hahnenfedrigkeit" alter Hennen, oder an die männlichen Blüten, die bei alten weiblichen Pflanzen des Bingelkrautes, wahrscheinlich regelmäßig, auftreten. Ihr Erscheinen kann aber auch durch ganz bestimmte Eingriffe von außen her veranlaßt werden.

Jedes Geschlecht enthält auch die Anlagen des anderen.

Bekannt sind in dieser Hinsicht die Wirkungen, die bei Tieren eine Kastration oft (durchaus nicht immer) hat, besonders wenn sie mit einer Transplantation der entgegengesetzten Geschlechtsorgane (Versuche von Steinach) verbunden wird. Wie der Erfolg innerhalb desselben Verwandtschaftskreises von erblichen Dispositionen abhängen kann, zeigen z. B. die verschiedenen Schafrassen. Bei den Merinos, wo nur der Bock Hörner trägt, wird deren Ausbildung durch die Kastration gehemmt (nach Castle[1]), während bei der Dorset-Rasse, wo beide Geschlechter behörnt sind, dadurch die Ausbildung nur verringert, nicht unterdrückt wird.

Die Wirkung der Kastration.

Besonders interessant sind die Fälle, bei denen parasitäre Organismen bei ihren Wirten eine Änderung des Geschlechts hervorrufen. So verwandelt z. B. der Wurzelkrebs Sacculina neglecta bei dem befallenen Männchen der Krabbe Inachus mauritanicus die äußeren sekundären Geschlechtscharaktere so, daß sie denen des Weibchens ähnlich werden, und erholt sich der Wirt von dem Angriff des Parasiten, so nehmen die Keimdrüsen teilweise weiblichen Charakter an, bringen selbst reife Eier hervor. Wird dagegen das Weibchen befallen, so behält es sein Geschlecht unverändert bei. Und ein Brandpilz, der in den Staubbeuteln der Lichtnelke, Melandrium, seine Sporen ausbildet, veranlaßt bei den weiblichen Exemplaren dieser getrenntgeschlechtigen Pflanze die volle Entwicklung der

Geschlechtsänderung unter dem Einfluß von Parasiten.

---

[1]) Castle, E., Are horns in sheep a sex-limited character? Science, N. S. Vol. XXXV (1912), p. 574.

Staubgefäße, die sonst nur als ganz winzige Rudimente angelegt werden. Es geschieht dies, damit er seine Sporen auf Kosten des Gewebes ausbilden kann, das sonst zu Pollenkörnern wird. Die

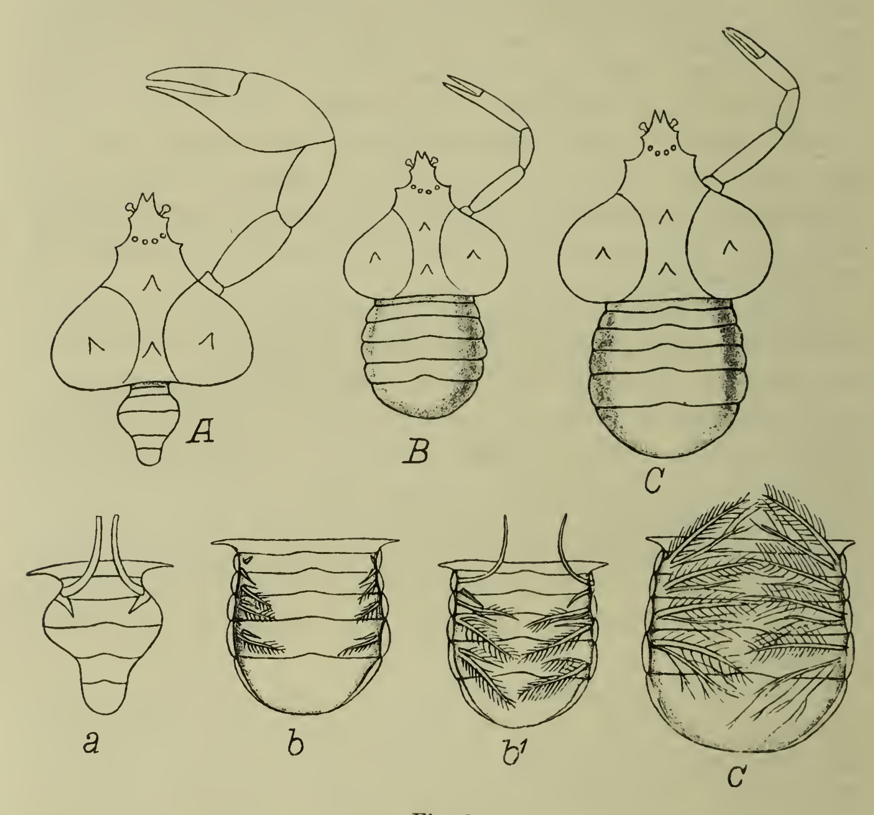


Fig. 2.

Wandlung der sekundären Geschlechtscharaktere bei dem Männchen von Inachus mauritanicus unter dem Einfluß von Sacculina neglecta, nach Geoffrey Smith. A erwachsenes normales Männchen, a Unterseite des Abdomen von demselben. B von Sacculina befallenes Männchen, das völlig wie ein Weibchen (c) aussieht. b Unterseite des Abdomens dieses Männchens, die (als Begattungswerkzeuge ausgebildeten) ersten zwei Schwanzfußpaare und die folgenden (zum Tragen der Eier bestimmten) reduziert. b′ Unterseite eines ähnlichen befallenen Männchens, bei denen diese Schwanzfußpaare gut entwickelt sind. C erwachsenes normales Weibchen. c Unterseite des Abdomens von demselben. Bei A, B, C ist stets nur eine Scheere gezeichnet, und die Rumpfgliedmaßen sind weggelassen.

männlichen Exemplare läßt er unverändert, da die Staubgefäße so wie so vorhanden sind, und eine Weiterentwicklung des Fruchtknotenrudimentes für den Pilz belanglos ist.

Inachus und Sacculina nach G. Smith.

G. Smith, dem wir eine besonders eingehende Untersuchung des Verhaltens des erstgenannten Beispieles verdanken[1]), hat besonderes Gewicht darauf gelegt, daß die Sacculina zwar das Krabbenmännchen mehr oder weniger vollständig in ein (freilich nicht funktionsfähiges) Weibchen umwandeln kann, das Weibchen aber unverändert läßt. Er glaubt daraus schließen zu können, daß das Männchen zwar die Merkmale des Weibchens in leicht entfaltbarer Form enthält, das Weibchen aber die des Männchens nicht (oder doch in einer viel schwerer entfaltbaren Form). Es bestünde also ein wesentlicher, innerer Unterschied zwischen Männchen und Weibchen. Dieser Schluß scheint mir aber wenig berechtigt zu sein: Die Umwandlung des Inachus-Männchens erfolgt durch einen bestimmten Eingriff, der in letzter Linie sicher in der Wirkung einer chemischen Verbindung besteht. Diese Verbindung bleibt beim Weibchen wirkungslos, weil der Stoff fehlt, mit dem sie beim Männchen reagiert, und der das Männchen eben zu dem macht, was es ist. Der Parasit bildet nicht einen Stoff, der überhaupt das eine Geschlecht in das andere verwandelt, sondern einen, der speziell das Männchen zum Weibchen macht. Daß er nur diesen einen Stoff ausbildet, steht wahrscheinlich insofern mit seiner Ernährung in direkter Verbindung, als er Stoffe der Ovarien und nicht solche der Hoden zu seiner Entwicklung braucht, und das Verhalten der Sacculina zu dem Inachus-Männchen bildete dann eine völlige Parallele zum Verhalten des Brandpilzes dem Melandrium-Weibchen gegenüber. Dafür würde ganz gut die veränderte Beschaffenheit der Körpersäfte im befallenen Inachus-Männchen sprechen, die ähnlich fettreich werden, wie die des Weibchens. G. Smith, dem wir die Ermittlung auch dieser Tatsache verdanken[2]), sieht freilich umgekehrt in der Veränderung der Körpersäfte die Ursache für die Veränderung des Geschlechtes.

Bei Melandrium habe ich experimentell zeigen können, daß sowohl das Weibchen die primären Sexualcharaktere des Männchens als das Männchen die des Weibchens enthält (S. 19), trotzdem

---

[1]) Smith, Geoffrey, Rhizocephala, in Flora und Fauna des Golfes von Neapel. Monogr. 29, 1906, und Studies in the Experimental Analysis of Sex, Nr. 1. On Mendelian Theories of Sex, Quart. Journ. Microsc. Society, Vol. 50, 1910, p. 577.

[2]) Smith, G. Studies in the experimental Analysis of Sex, Nr. 7. Sexual Changes in the Blood and Liver of Carcinus maenas. Quart. Journ. Microsc. Soc. Vol. 50, 1911, p. 251.

der Brandpilz das eine Geschlecht modifiziert und das andere unverändert läßt. Es wird sich auch für Inachus dasselbe zeigen lassen, wenn man zwei Sippen auffindet, die sich in beiden Geschlechtern durch primäre Charaktere unterscheiden und sich bastardieren lassen.

Ja ich glaube, man wird nicht einmal annehmen dürfen, beim Inachus-Männchen und beim Melandrium-Weibchen sei das Verhältnis des männlichen und weiblichen Anlagenkomplexes labiler als beim entgegengesetzten Geschlecht, so wenig, wie wir annehmen dürften, von zwei verschiedenen Schlössern sei das eine seiner Konstruktion nach leichter zu öffnen als das andere, wenn wir nur zu einem den passenden Schlüssel haben.

Das Wesen der Geschlechtsbestimmung.

Wir müssen uns also durchaus auf den Boden einer prinzipiellen völligen Gleichheit der Geschlechter stellen, was ihre Anlagen anbetrifft. Es ist weder das Männchen ein reduziertes Weibchen, noch umgekehrt das Weibchen ein reduziertes Männchen. Beide sind, ihren Anlagen nach, eigentlich Zwitter. Daraus ergibt sich nun eine weitere Konsequenz von großer Tragweite: Die Geschlechtsbestimmung kann nicht darin bestehen, daß dem einen Individuum männliche, dem andern weibliche Anlagen zugeteilt werden. Sie muß vielmehr dadurch zustande kommen, daß nur ein Teil von den überhaupt entfaltbaren Merkmalen zum Erscheinen bestimmt wird, mag es sich nun um die direkte Förderung dieses einen oder um die Hemmung resp. Unterdrückung des anderen Teiles handeln. Wird z. B. der männliche Teil der Anlagen oder Merkmale unterdrückt, so entsteht ein Weibchen, wird der weibliche unterdrückt, ein Männchen.

Nachträgliche Beeinflussung des Geschlechtes.

Das gilt offenbar für das ganze Organismenreich, und damit ist also stets im Prinzip noch die Möglichkeit einer Geschlechtsänderung gegeben. Es ist aber erstens sehr gut möglich, daß der Vorgang der Geschlechtsbestimmung, die direkte oder indirekte Förderung des einen Merkmalkomplexes, nicht überall in der gleichen Weise erfolgt. Und es ist zweitens möglich, daß er nicht stets gleich vollkommen, die Geschlechtsbestimmung nicht überall gleich fest ist. Soviel ist aber sicher und geht z. B. aus den bekannten Versuchen von O. Schultze[1]) mit Mäusen

[1]) Schultze, O., Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Gesch. Bd. 63 (1903) S. 197.

und E. Strasburger[1]) mit Pflanzen hervor: für gewöhnlich bleiben bei den getrenntgeschlechtigen Arten alle möglichen äußeren Eingriffe im embryonalen Zustand und späterhin wirkungslos, vor allem Ernährungseinflüsse, obwohl man gerade ihnen viel Bedeutung zugeschrieben hat. Man denke nur an die Ansichten, die vor nicht zu langer Zeit L. Schenk mit so großer Zuversicht vorgetragen hat, und von denen jetzt niemand mehr spricht.

Polyembryonie

Unter den Beweisen für die Wirkungslosigkeit äußerer Einflüsse verdienen auch die Fälle von Polyembryonie Erwähnung. Wenn ein befruchtetes Ei durch Teilung mehreren Nachkommen Ursprung gibt, haben diese stets das gleiche Geschlecht. Das trifft für die eineiigen Zwillinge des Menschen zu und ist besonders auffällig bei den langen, über 1000 Individuen enthaltenden Embryoketten gewisser parasitischer Wespen. Hier müssen beträchtliche Unterschiede in der Ernährung der einzelnen Embryonen vorkommen, ohne jeden Einfluß auf das Geschlecht.

Sacculina und der Brandpilz bringen das Kunststück der nachträglichen Geschlechtsänderung mit Hilfe ganz spezifischer Stoffe fertig. In anderen Fällen ist uns die Ursache ganz unbekannt, wenn zum Beispiel ein Weidenbaum — die Weiden sind sämtlich getrenntgeschlechtig — Zweige mit Blüten des entgegengesetzten Geschlechtes hervorbringt. Wir können, einstweilen wenigstens, dies nicht nachmachen und wissen auch noch nicht, wie tiefgehend die Änderung ist.

Die Beeinflussung des Geschlechtes bei Zwischenformen.

Wenn dagegen dieselbe Pflanze zweierlei Blüten trägt, z. B. eingeschlechtige und zwittrige, sind wir oft imstande, deren Zahlenverhältnis in der einen oder anderen Richtung zu verschieben und das Individuum mehr zwittrig oder mehr eingeschlechtig zu machen. Bei der Einzelblüte können wir also in solchen Fällen die Bestimmung ihres Geschlechtes weitgehend in unserer Hand haben. Wirksam sind dabei aber keine spezifischen Stoffe, sondern ganz allgemeine Ernährungseinflüsse, z. B. die Folgen ungenügender Beleuchtung, und die Wirkung ist nur eine vorübergehende. Bei dieser Bestimmung des Geschlechtes der Einzelblüte handelt es sich auch sicher um ganz andere Vorgänge, als die sind, von denen das Geschlecht eines ganzen Individuum abhängt. Der Unterschied ist z. B. bei dem schon erwähnten, gynodiözischen Bohnenkraute (Satureia

[1]) Strasburger, E., Biol. Centralbl. Bd. 20 (1900), S. 657 f.

hortensis) sehr auffallend: Die echten weiblichen Individuen haben sich durch keinerlei Eingriffe dazu bringen lassen, auch nur einzelne Zwitterblüten hervorzubringen; ihr Geschlecht ist ganz fest bestimmt, so fest, wie bei einer rein getrenntgeschlechtigen Art. Die gynomonözischen Individuen reagieren dagegen prompt auf äußere Einflüsse und lassen sich sogar rein weiblich machen, so daß sie für echte Weibchen gehalten werden können, aber nur so lange, als die modifizierenden äußeren Einflüsse einwirken oder zunächst noch nachwirken, und ohne Einfluß auf die Nachkommenschaft[1]).

Auch jede Keimzelle enthält die Anlagen für beide Geschlechter.

Aus der Tatsache, daß jedes getrenntgeschlechtige Individuum auch die Merkmale des entgegengesetzten Geschlechtes enthält, läßt sich allein noch kein Schluß auf die Disposition der Keimzellen ziehen, durch deren Vereinigung es entstanden ist, und die es seinerseits wieder hervorbringt. Sie verträgt sich sowohl mit der Annahme, daß jede Keimzelle nur eine Art Merkmale überträgt (etwa jene, die zu ihrer physiologischen Rolle beim Befruchtungsprozeß passen), als auch mit der, daß in jeder Keimzelle, wie im ganzen Individuum, schon die Fähigkeit steckt, sowohl die Entfaltung der männlichen als der weiblichen Merkmale zu ermöglichen.

Wir wissen nun aus einer ganzen Reihe von Beobachtungen, daß offenbar die letztere Annahme zutrifft, daß die Spermatozoen also nicht nur die Anlagen für das männliche Geschlecht enthalten, sondern auch die für das weibliche, und die Eizellen außer denen für das weibliche auch noch die für das männliche. Das verrät sich bei den Nachkommen, wenn die Eltern zu zwei Rassen gehören, die sich in ihren Geschlechtscharakteren, primären oder sekundären, unterscheiden. So kann der Stier den Milchertrag, der für die Kühe seiner Rasse charakteristisch ist, vererben, und der Hahn eine besondere Tüchtigkeit im Eierlegen. Beispiele für die erstgenannte Tatsache verdanken wir u. a. den Untersuchungen James Wilsons[2]); die zweite ist von Pearl[3]) außerordentlich sorg-

[1]) Belege in den Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 44 (1907) S. 124 und Bd. 45 (1908) S. 661.

[2]) Wilson, J. The Inheritance of Milk-yield in Cattle. Scientif. Proceed. Roy. Dublin Society Vol. XIII. (N. S.) Nr. 7, 1911.

[3]) Pearl, R. The Mode of Inheritance of Fecundity in the Domestic Fowl. Journ. Exper. Zoology. Vol. 13. (1912) p. 153 ff.

fältig festgestellt worden. Bei dem Menschen wird die Anlage, zweieiige Zwillinge hervorzubringen, durch den Mann von der Großmutter auf die Enkelin vererbt[1]). Bei Pflanzen hat sich die Anwesenheit von beiderlei Anlagen überall da, wo man darauf geachtet hat, experimentell beweisen lassen; sie gilt gewiß ganz allgemein.

Bei der weißen Wiesenlichtnelke (Melandrium album) springt z. B. die Samenkapsel mit vorgestreckten Zähnen auf (Fig. 3A und a), bei der roten (M. rubrum) dagegen mit zurückgerollten Zähnen (Fig. 3, C und c). Die Art, wie sich die Kapsel öffnet, ist natürlich ein weibliches Geschlechtsmerkmal. Befruch-

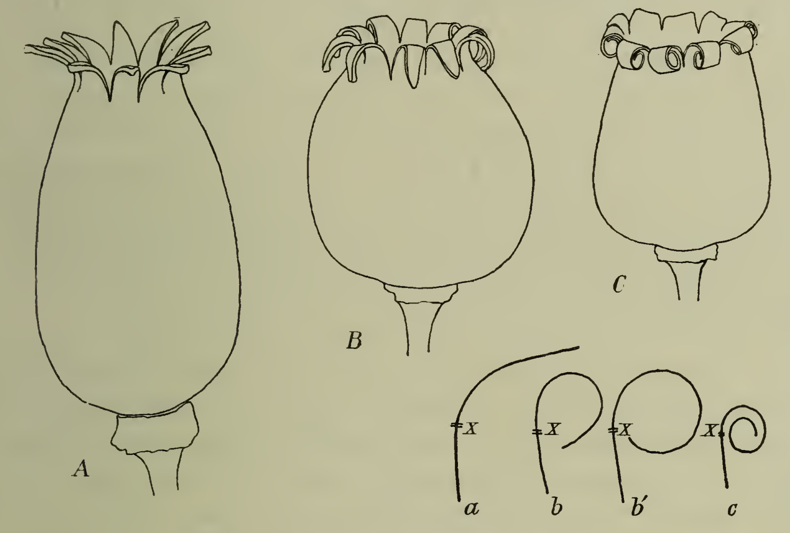


Fig. 3. Aufgesprungene Samenkapseln:
A des Melandrium album ♀, C des M. rubrum ♀, B des Bastardes ♀ zwischen beiden, entstanden durch Bestäubung eines Weibchens des M. album mit dem Pollen des M. rubrum (3 ×). Der Bastard B zeigt die durch den Pollen übertragene Einkrümmung der Kapselzähne des M. rubrum ♀ deutlich. a, b, b′, c sind die entsprechenden Kapselzähne in Profilansicht (6 ×).

tet man nun die Weibchen der weißen Lichtnelke mit dem Pollen der roten, so haben alle weiblichen Individuen des Bastardes Kapselzähne, die zurückgekrümmt sind (Fig. 3, B und b), wenn auch lange nicht so stark wie bei den Kapseln der roten Lichtnelke. Die Keimzellen des Männchens der roten Lichtnelke müssen also dieses Merkmal der weiblichen Pflanzen übertragen haben, zudem in einer Form, in der es gleich aktiv werden konnte. An der intermediären Beschaffenheit der Pollenkörner der Männchen desselben Bastardes

[1]) Weinberg, W., Die Anlage zur Mehrlingsgeburt beim Menschen, Arch. f. Rass. u. Gesellsch.-Hyg. Bd. 7 (1909) S. 475.

kann man ferner zeigen, daß auch die Eizellen des Weibchens der weißen Lichtnelke die Anlagen für die Merkmale der Männchen dieser Art übertragen[1]).

Die Bedeutung für das Problem der Geschlechtsbestimmung.

Sind in jeder Keimzelle die Merkmale für beide Geschlechter vertreten, so müssen in jedem Individuum (das ja durch die Vereinigung zweier Keimzellen entsteht) *viererlei* Anlagen vorhanden sein, zweimal die für das männliche Geschlecht und zweimal die für das weibliche Geschlecht, jedesmal die einen von der weiblichen und die anderen von der männlichen Keimzelle herstammend. Bezeichnen wir mit $\mathfrak{M}$ die Anlagen für die männlichen und mit $\mathfrak{F}$ die Anlagen für die weiblichen Merkmale und versehen die von dem einen Individuum stammenden mit einem Strich als Index, so enthält die eine Keimzelle die Anlagenkomplexe $\mathfrak{M}\mathfrak{F}$, die andere die $\mathfrak{M}'\mathfrak{F}'$ und die befruchtete Eizelle $\mathfrak{M}\mathfrak{F}\mathfrak{M}'\mathfrak{F}'$. Von diesen vielerlei Anlagenkomplexen entfaltet sich nur *einer*; drei bleiben für gewöhnlich latent. Ein bestimmtes Geschlecht entsteht dadurch, daß entweder Merkmale der beiden männlichen ($\mathfrak{M}$ und $\mathfrak{M}'$) oder Merkmale der beiden weiblichen Komplexe ($\mathfrak{F}$ und $\mathfrak{F}'$) gefördert werden; ob es dann vom Ei oder vom Spermatozoon herstammende sind, z. B. $\mathfrak{M}$ oder $\mathfrak{M}'$ (ob die primären und sekundären Geschlechtscharaktere von der männlichen oder weiblichen Antezedenz herstammen), wird zumeist unabhängig davon durch andere Bedingungen bestimmt, ebenso, ob der ganze Komplex der Sexualmerkmale vom selben Elter herstammt (z. B. entweder $\mathfrak{M}$ oder $\mathfrak{M}'$ ist), oder die einen Merkmale vom einen, die andern vom andern Elter (z. B. teilweise von $\mathfrak{M}$ und teilweise von $\mathfrak{M}'$) herrühren.

Der Zustand der Anlagen in den Keimzellen, ihre „Tendenz“.

Enthält also jede Keimzelle sowohl den männlichen als den weiblichen Anlagenkomplex des Individuums, das sie hervorgebracht hat, so ist nun die nächste Frage, in welchem Zustand sich die beiden Komplexe befinden, ob sie noch gleichwertig sind, und die Keimzelle also noch indifferent ist, oder ob schon der eine oder der andere Anlagenkomplex das Übergewicht besitzt, mehr oder weniger vollständig, ähnlich wie es bei dem Individuum der Fall war, das die Keimzellen hervorgebracht hat. Dann könnten wir von einer *geschlechtlichen*

[1]) Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes (1907) S. 9.

Tendenz der Keimzellen reden; solche mit männlicher Tendenz würden Männchen, solche mit weiblicher Tendenz Weibchen geben. Wie diese Tendenz zustande kommt, worauf es beruht, daß der eine Anlagenkomplex das Übergewicht über den anderen erhält, ist eine Frage ganz für sich.

Bestimmte Annahmen über die Tendenz der Keimzellen.

Man hat nun, und gewiß mit Recht, fast allgemein angenommen, daß die Keimzellen wirklich schon eine bestimmte geschlechtliche Tendenz haben. Über diese selbst hat man sich freilich nicht recht einigen können. Die einen Forscher sprechen den Keimzellen dieselbe Tendenz zu, die das Individuum besitzt, von dem sie hervorgebracht werden. Dann müßten alle Spermatozoen also männliche, alle Eizellen weibliche Tendenz haben. Diese Annahme liegt natürlich besonders nah. Andere Autoren glauben, die entgegengesetzte, „gekreuzte" Tendenz annehmen zu müssen, bei den Spermatozoen also die weibliche, bei den Eizellen die männliche. Wieder andere lassen das Individuum zweierlei Keimzellen bilden, solche mit männlicher und solche mit weiblicher Tendenz, und zwar soll das entweder nur das Männchen, oder nur das Weibchen tun, oder endlich alle beide.

Um diese Fragen aus dem Stadium der Mutmaßungen herauszuheben, hat man verschiedene Wege eingeschlagen. Die zytologische Untersuchung hat im Tierreich gerade hier außerordentlich wichtige Ergebnisse gezeitigt, über die Ihnen mein Kollege Goldschmidt berichten wird, während alle Bemühungen, im Pflanzenreich entsprechende Beobachtungen zu machen, einstweilen wenigstens ergebnislos waren. Die Resultate der Versuche, diese Frage mit Hilfe von Bastardierungen zu lösen, werde ich der Kürze wegen später zusammen mit den übrigen Ergebnissen dieser Experimente (S. 48f.) besprechen. So bleiben nur noch die Argumente übrig, die von Zuchtversuchen mit annähernd, nicht ganz rein getrenntgeschlechtigen Individuen (wie sie einzeln im Pflanzenreich zu finden sind) und von der Parthenogenesis geboten werden[1]).

Wenden wir uns zunächst zur Parthenogenesis.

Schlüsse aus parthenogenetischer Nachkommenschaft.

Zweifellos am sichersten würden wir über die Tendenz der Keimzellen unterrichtet sein, wenn es uns gelänge, die Keimzellen sich ohne Zutritt je einer zweiten Keimzelle, also ohne Befruchtung, weiter entwickeln zu

[1]) Der Bestäubungsversuch Strasburgers, über dessen Ausfall noch nichts bekannt ist, wird später (S. 28) besprochen werden.

lassen, bis zum fertigen Organismus oder doch so weit, daß das Geschlecht sicher festgestellt werden kann.

Die Natur macht nun diesen Versuch im großen Maßstabe mit den Eizellen gewisser Tiere und Pflanzen bei der natürlichen Parthenogenesis. Von Insekten gehören die Blattläuse, Gallwespen und Bienen hierher. Dann entwickeln sich die Eier ohne Zutritt von Spermatozoen zu vollkommenen Wesen. In allen Fällen zeigen diese ein bestimmtes Geschlecht in charakteristischer, spezifischer Weise, und es spricht das durchaus dafür, daß jede Keimzelle auch schon eine bestimmte Geschlechtstendenz besitzt. Im einzelnen ist das Verhalten aber von Fall zu Fall verschieden; bald entstehen dabei nur Weibchen (bei Gallwespen, bei Daphnia, Cypris reptans), bald nur Männchen (bei der Biene), oder Weibchen und Männchen, oder zunächst nur Weibchen, später Weibchen und Männchen. Bei den zwittrigen Pflanzen geben die Eizellen wieder Zwitter, bei den getrenntgeschlechtigen, bei denen natürlich nur die Weibchen in Frage kommen, wieder Weibchen.

Es spricht sich nun in dem Geschlecht der parthenogenetisch entstandenen Nachkommen wohl nicht mehr immer die ursprüngliche Tendenz der Eier aus, sondern es liegen, wenigstens bei den getrenntgeschlechtigen Arten, vor allem bei den Tieren mit parthenogenetischer und geschlechtlicher Fortpflanzung, Anpassungen an die bestimmten Verhältnisse vor, die einerseits die Parthenogenesis veranlaßt haben und andererseits durch sie bedingt werden. Hätten z. B. die Eier einer Daphnia alle die weibliche Tendenz besessen und diese Tendenz bei dem Übergang zur parthenogenetischen Fortpflanzungsweise beibehalten, so wäre das für die Erhaltung der Art nur vorteilhaft gewesen, weil so die ganze Nachkommenschaft für die Erzeugung der nächsten parthenogenetischen Generation in Frage käme. Sollte aber schließlich doch wieder eine Generation auf geschlechtlichem Wege entstehen, so mußte die Fähigkeit, auch Eier mit männlicher Tendenz zu bilden, als Neuerwerbung dazu kommen.

Wir dürfen deshalb meiner Meinung nach aus der Tendenz der parthenogenetischen Eizellen getrenntgeschlechtiger Arten gar keine zwingenden Schlüsse auf die Tendenz der Keimzellen bei normal sich fortpflanzenden getrenntgeschlechtigen Organismen ziehen. Ihre Tendenz kann geändert sein, braucht es natürlich nicht zu sein. — Auch in ihrer Entstehungsweise sind ja die meisten parthenogenetisch sich entwickelnden Eizellen von

den befruchtungsbedürftigen verschieden; sie machen keine „Reduktionsteilung“ durch und sind so mehr den Körperzellen der sie bildenden Individuen gleichzusetzen.

Außer der natürlichen Parthenogenesis kennen wir aber noch eine künstliche, bei der befruchtungsbedürftige Eier durch mechanische oder chemische Einwirkungen von außenher den Anstoß erhalten, der zur Weiterentwicklung führt, und der sonst vom eindringenden Spermatozoon ausgeht. Hier fallen alle etwa durch Anpassung entstandenen Tendenzänderungen weg; die Ergebnisse wären eindeutig. Leider hat man aber in diesen Fällen die Entwicklung noch nicht so weit verfolgen können, daß das Geschlecht der Nachkommenschaft zu bestimmen gewesen wäre. Nur Yves Delage[1]) hat es fertig gebracht, zwei einzige Seeigeleier bis zur Geschlechtsreife parthenogenetisch aufzuziehen; aus dem einen war sicher, aus dem andern wahrscheinlich ein Männchen geworden. Es ist sehr zu hoffen, daß die methodischen Schwierigkeiten derartiger Aufzuchten bald überwunden werden.

Beeinflussung des Zeitpunktes des Übergangs von der parthenogenetischen zur geschlechtlichen Fortpflanzung.

Ehe wir die Parthenogenesis verlassen, sei noch auf eine Reihe sehr interessanter und wichtiger Versuche hingewiesen, die darauf ausgingen, bei Tieren, die sich eine Zeitlang parthenogenetisch und dann wieder geschlechtlich fortpflanzen (Blattläusen, Daphniden, Rädertieren), den Wechsel zwischen den beiden Fortpflanzungsweisen in die Hand zu bekommen. Sie scheinen mir nur in einem so lockeren Zusammenhang mit den uns hier interessierenden Fragen zu stehen, daß ich nicht näher auf sie eingehen will. Handelte es sich bei ihnen doch zunächst nur darum, den Zeitpunkt der Änderung willkürlich zu bestimmen, nicht um die Ergründung des Vorganges selbst. Aber auch dieser Vorgang, über den die zytologischen Untersuchungen der letzten Jahre viel Licht gebracht haben, dürfte immer ein durch die Parthenogenesis bedingter Spezialfall der Geschlechtsbestimmung sein, ohne bindende Bedeutung für das allgemeine Problem, das die normal sich fortpflanzenden getrenntgeschlechtigen Arten bieten.

---

[1]) Delage, Yves, Le sexe chez les oursins issus de parthénogenèse expérimentale. C. R. Acad. Paris, Vol. 148, 1909.

Vererbungsversuche mit nahezu rein getrenntgeschlechtigen Pflanzen.

Die Parthenogenesis gibt uns also, einstweilen wenigstens, keine ganz sicheren Anhaltspunkte zur Beantwortung unserer Frage nach der Tendenz der Keimzellen, ganz abgesehen davon, daß sie nur über die eine Sorte Keimzellen, die weiblichen, Auskunft geben kann. Die Versuche mit Pflanzen, die annähernd, wenn auch nicht ganz rein, getrenntgeschlechtig sind, haben ebenfalls kein ganz eindeutiges Resultat gegeben. Das gemeine Bingelkraut, Mercurialis annua, ist z. B. im allgemeinen getrenntgeschlechtig, doch treten an den Männchen gelegentlich einzelne weibliche Blüten auf und vor allem an den alternden Weibchen einzelne männliche; ja, es ist nach Bitter ungewiß, ob es Weibchen gibt, die unter keinen Umständen männliche Blüten hervorbringen. Wir wollen das Geschlecht, das in solchen Fällen ganz überwiegend zur Entfaltung kommt, das subepistatische, das ganz zurückgedrängte das subhypostatische nennen.

Mercurialis annua.

Solche fast eingeschlechtige Individuen kann man nun isolieren und ihre durch Selbstbefruchtung entstandene Nachkommenschaft aufziehen. Derartige Versuche haben Strasburger[1]) und Bitter[2]), auch ich selbst[3]), angestellt; sie ergaben, daß beiderlei Pflanzen wieder ihresgleichen hervorbringen, ausschließlich (Strasburger) oder (die Weibchen) fast ausschließlich (Bitter), während sonst, wenn man männliche und weibliche Individuen zusammen bringt, die Nachkommenschaft das Geschlechtsverhältnis 106 Männchen auf 100 Weibchen zeigt (S. 4). Man kann, wenn man die fast rein weiblichen Pflanzen subgynözisch, die fast rein männlichen subandrözisch nennt, in folgendem Schema die Ergebnisse zusammenstellen:

		Nachkommen
subgynözisch selbstbestäubt	=	100 % subgynözisch
subgynözisch + subandrözisch	=	ca. 47 % subgynözisch ca. 53 % subandrözisch
subandrözisch selbstbestäubt	=	100 % subandrözisch

[1]) Strasburger, E., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes usw. Jena 1909, S. 29 ff., und Über geschlechtbestimmende Ursachen, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLVIII, 1910, S. 470.

[2]) Bitter, G., Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von Mercurialis annua durch Isolation weiblicher Pflanzen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XXVII (1909), S. 120 f.

[3]) Ich habe u. a (1907) den Versuch gemacht, mit dem Pollen solcher einzelnen an weiblichen Stöcken auftretenden männlichen Blüten Pflanzen zu bestäuben, die bis dahin nur weibliche Blüten getragen hatten, habe aber auch nur Weibchen erhalten.

Valeriana dioica usw.

Ein ähnliches Ergebnis hatten meine Versuche mit dem kleinen Baldrian (Valeriana dioica). Er ist nicht schlechtweg zweihäusig, wie sein lateinischer Name sagt. Die mir vorliegenden Pflanzen ließen sich aber doch leicht in zwei Kategorien bringen, von denen die eine aus weiblichen, die andere aus männlichen Exemplaren bestand, die nur ausnahmsweise rein männlich waren, sondern fast immer einige, oft ziemlich viele zwittrige, fruchtbare Blüten unter den männlichen führten. Während nun die weiblichen Pflanzen mit dem Pollen dieser „Männchen“ bestäubt „Männchen“ und Weibchen hervorbrachten (letztere in Überzahl, wie auch Gregory[1]) fand), gaben die einzelnen Früchtchen, die auf den „Männchen“ heranreiften, stets (mit einer fraglichen Ausnahme) wieder nur ihresgleichen, „Männchen“.

Tragweite der Ergebnisse.

Aus diesen Versuchen muß man also schließen, daß die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen dem Geschlecht des Individuums entspricht, das sie hervorbringt, ein Ergebnis, zu dem mich auch das Studium der Geschlechtsbestimmung bei den gynodiözischen (in mehr und weniger rein zwittrigen und rein weiblichen Individuen vorkommenden) Pflanzenarten geführt hatte (S. 26). Dabei ist nicht zu vergessen, daß derartige Versuche, wie sie mit Mercurialis und Valeriana angestellt wurden, nur über die Art der Tendenz der Keimzellen eines bestimmten Geschlechtes und nicht über ihr Stärkeverhältnis den Keimzellen des anderen Geschlechtes gegenüber Auskunft geben können, also nicht darüber, wie ihre Tendenz sich verhält, wenn sie mit der Tendenz der anderen Keimzellen zusammenstößt.

Es ist kaum nötig zu bemerken, daß unter der Annahme, ein Geschlecht bringe teils Keimzellen mit der weiblichen, teils Keimzellen mit der männlichen Tendenz hervor (S. 27), dieses Geschlecht nach der Selbstbestäubung auf jeden Fall auch das andere Geschlecht hervorbringen müßte. Wären bei Mercurialis die „Weibchen“ homogametisch, die „Männchen“ heterogametisch, so müßte also unter der durch Selbstbestäubung entstandenen Nachkommenschaft der letzteren wenigstens eine Anzahl Weibchen zu finden sein. Das scheint bei anderen Subdiözisten auch wirklich vorzukommen. Nach meinen Versuchen mit der Ackerdistel (Cirsium arvense) geben die annähernd rein männlichen

[1]) Gregory, R. P., The forms of flowers in Valeriana dioica L. Linn. Soc. Journ. Botany, Vol. XXXIX, 1909.

Pflanzen bei Selbstbefruchtung sicher auch Weibchen; das Zahlenverhältnis bleibt freilich noch zu ermitteln. Dabei ist die Geschlechtertrennung hier schärfer durchgeführt als beim Bingelkraut; die weiblichen Pflanzen, die ich untersuchte, waren stets vollständig weiblich.

Die Geschlechtsbestimmung bei den Gynodiözisten. Da ich eben darauf hinwies, daß auch die Versuche mit gynodiözischen Pflanzen zu der Annahme führen müssen, daß jede Geschlechtsform Keimzellen mit der ihr selbst eigentümlichen Tendenz hervorbringe, seien wenigstens die mit dem am besten untersuchten Objekte, dem Bohnenkraute, Satureja hortensis, erhaltenen Resultate hier erwähnt[1]). Die mehr oder weniger rein zwittrigen Exemplare sind imstande, mit eigenem Blütenstaub (dem desselben Exemplares oder dem eines andern, gleichen) Nachkommen hervorzubringen; die rein weiblichen können das natürlich nicht selbst, sondern nur mit dem Blütenstaub der mehr oder weniger rein zwittrigen. Die Nachkommenschaft besteht aber bei beiden, ausnahmslos (oder fast so), aus ihresgleichen; die mehr oder weniger rein zwittrigen Pflanzen bringen also wieder (fast) nur mehr oder weniger rein zwittrige hervor, die rein weiblichen Pflanzen rein weibliche. Das ist durch sehr umfangreiche Versuche völlig sicher gestellt und erklärt sich wohl so, daß die Tendenz der (männlichen) Keimzellen der zwittrigen Stöcke von der Tendenz der (weiblichen) Keimzellen der rein weiblichen Stöcke stets und vollständig unterdrückt wird:

				Nachkommen
zwar	gynomonözisch	+ gynomonözisch	=	100 % gynomonözisch
aber	weiblich	+ gynomonözisch	=	100 % weiblich

Bei anderen gynodiözischen Pflanzen ist das Ergebnis nicht immer so scharf ausgesprochen; neben Nachkommen mit dem gleichen Geschlecht kann jede Geschlechtsform auch noch mehr oder weniger viel Nachkommen hervorbringen, die dem entgegengesetzten Geschlecht angehören.

Ist von der Fortsetzung und Ausdehnung der Versuche mit nicht ganz getrenntgeschlechtigen Arten noch mancherlei Aufklärung zu erwarten, so haben die beiden zuerst genannten Wege, die zytologische Untersuchung und der Vererbungsversuch (S 21),

---

[1]) Über die Ergebnisse ist ausführlich in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft berichtet: Bd. XXII (1904), S. 506, Bd. XXIII (1905), S. 452, Bd. XXIV (1906), S. 459, Bd. XXVIa (1908), S. 686.

wenigstens in einem Punkte Ergebnisse erzielt, die unter sich übereinstimmen, darin, daß die Keimzellen des einen Geschlechtes alle dieselbe Tendenz bekommen, und zwar seine eigene, die Keimzellen des anderen Geschlechtes aber zur Hälfte dessen Tendenz, zur Hälfte die entgegengesetzte. Das Geschlecht, das nur Keimzellen mit seiner eigenen Tendenz hervorbringt, wollen wir mit Wilson und R. Hertwig[1]) homogametisch nennen, das andere, das zweierlei Keimzellen produziert, zur Hälfte mit der eigenen, zur Hälfte mit der entgegengesetzten Tendenz, heterogametisch. Dabei scheint je nach dem Verwandtschaftskreis bald das männliche, bald das weibliche Geschlecht heterogametisch zu sein, bei den einen Insekten und manchen Pflanzen das männliche, bei den andern Insekten und wohl auch den Seeigeln das weibliche. — Für den Menschen geht aus den Ermittlungen über geschlechtsbegrenzte Vererbung, von denen Ihnen Goldschmidt erzählen wird, mit großer Wahrscheinlichkeit die heterogametische Natur des männlichen Geschlechtes hervor, das also zweierlei Spermatozoen hervorbringen würde, im Gegensatz zu den Vermutungen mancher Gynäkologen, die das weibliche Geschlecht zweierlei Eier, solche mit männlicher und solche mit weiblicher Tendenz, bilden lassen. Die Existenz von zweierlei zytologisch unterscheidbaren Spermatozoen beim Menschen, die Guyer behauptet hat, wird freilich neuerdings (von Gutherz) bestritten; mit ihr steht und fällt jedoch die Annahme einer Heterogametie des Mannes nicht.

Das homogametische und das heterogametische Geschlecht.

Während es kaum wundernehmen wird, daß Pflanzen und Tiere sich verschieden verhalten können, muß der Unterschied in ein und demselben Verwandtschaftskreis, wie die Insekten doch einen darstellen, auffallen, so lange wir uns wenigstens auf den Boden der Deszendenzlehre stellen. Denn er zwingt uns zu der Annahme, daß der Übergang aus dem primär hermaphroditischen Zustand in den getrenntgeschlechtigen, und damit die Entstehung eines bestimmten Modus der Geschlechtsbestimmung, erst nach dem Zerfall der Klasse in die einzelnen Ordnungen eingetreten sei, ein Ergebnis, das man sonst kaum für wahrscheinlich gehalten hätte. Der Versuch Gutherz's[2]), für beide Geschlechter Hetero-

[1]) Biol. Centralbl. Bd. XXXII (1912), S. 12.

[2]) Gutherz, S., Eine Hypothese zur Bearbeitung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung bei Metazoen. (Sitzber. d. Gesellsch. naturf. Freunde, Berlin 1912, S. 179.

gametie nachzuweisen, von der sich aber nur die eine zuweilen im Chromosomenbestand nachweisen ließe, ist deshalb gewiß beachtenswert; doch kann er die Annahme einer „selektiven Befruchtung“ nicht umgehen, für die uns sonst jeder sichere Anhaltspunkt fehlt.

Strasburgers Versuch, die Heterogametie des männlichen Geschlechts für Helodea nachzuweisen.

Hier ist wohl die geeignetste Stelle, auf einen Versuch Strasburgers hinzuweisen[1]), der mir in methodischer Hinsicht so wichtig scheint, daß ich ihn hier erwähne, obwohl über seinen Ausfall noch nichts bekannt ist. Es ist aber zu hoffen, daß vor Strasburgers Hinscheiden die Arbeit noch soweit gefördert werden konnte, daß wir in kurzem darüber Bericht erhalten.

Wie bei den Tieren aus einer Mutterzelle (Spermazyte) vier Spermatozoen entstehen, gehen bei den höheren Pflanzen aus einer Mikrosporen-Mutterzelle fast stets vier taugliche Pollenkörner hervor; jedes Korn bildet zwei männliche generative Kerne, und einer davon befruchtet später die Eizelle. Von den vier Zellen aber, die aus der Teilung einer Makrosporen-Mutterzelle hervorgehen, wird nur eine zum Embryosack und bringt später die Eizelle hervor, drei degenerieren, gerade wie bei den Tieren drei Schwesterzellen des Eis zugrunde gehen (Richtungskörper). In beiden Reichen ist mit diesen Teilungen auch die Chromosomenreduktion verbunden.

Wird nun bei dieser Reduktionsteilung auch über die geschlechtliche Tendenz der Teilungsprodukte entschieden, sei es durch Spaltung von zweierlei Tendenzen im Sinne Mendels und seiner Nachfolger, sei es in irgend einer andern Weise, so müssen von den 4 zusammengehörigen männlichen Keimzellen jedesmal zwei die eine, zwei die andere Tendenz erhalten. Andere Verhältnisse, z. B. 3 mit männlicher : 1 mit weiblicher Tendenz, können nicht vorkommen. Bei den weiblichen Keimzellen wird es aber vom Zufall abhängen, welche Tendenz die Zelle, die von den vieren erhalten bleibt, gerade bekommt. Denken wir uns aus einer großen Menge derartiger weiblicher Keimzellen wiederholt hintereinander je 4 herausgegriffen, so werden zwar nach der Wahrscheinlich-

---

[1]) Strasburger, E., Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XLVIII, 1910, S. 441.

keit in fast der Hälfte der Fälle ($^6/_{16}$) auch zwei Keimzellen die eine, zwei Keimzellen die andere Tendenz enthalten; außerdem werden aber auch die beiderlei Keimzellen im Zahlenverhältnis 3 : 1 vorkommen (in je $^4/_{16}$ der Fälle) und endlich auch alle vier Keimzellen nur einerlei Tendenz aufweisen können (in je $^1/_{16}$ der Fälle). — Fast immer verwischt sich nun dieser Unterschied zwischen den männlichen und weiblichen Keimzellen dadurch, daß sich die vier aus einer Mutterzelle entstandenen Pollenkörner nachträglich isolieren und mit den aus anderen Mutterzellen entstandenen vermischen, so daß bei der Bestäubung der Narbe eine zufällige Auswahl unter den Pollenkörnern mit verschiedener Tendenz stattfindet. Von vier Pollenkörnern, die dabei eine Rolle spielen, haben entweder zwei, oder drei, oder alle vier dieselbe geschlechtliche Tendenz, genau wie die vier Eizellen, die sie befruchten.

Es kommt aber auch ausnahmsweise vor, daß die vier aus einer Mutterzelle entstandenen Pollenkörner als „Tetrade“ im Zusammenhang bleiben, selbst bei getrenntgeschlechtigen Pflanzen. Man kann nun bei einer solchen Art die Blüten eines weiblichen Individuum, deren Fruchtknoten mindestens 4 oder mehr Samenanlagen resp. Eizellen besitzen muß, mit je einer Pollentedrade des Männchens bestäuben. Erhält man dann wiederholt 4 Samen, und gehen aus diesen stets 2 männliche und 2 weibliche Pflanzen hervor, so wird man schließen dürfen, daß die Pollenkörner daran schuld sind, welches Geschlecht die befruchteten Eizellen annehmen. Sind aber unter den 4 Nachkommen auch hie und da 3 und gelegentlich selbst 4 gleichen Geschlechtes, so geht daraus sicher hervor, daß die Pollenkörner nicht die ausschlaggebende Rolle, oder doch nicht allein, spielen können.

Material für solche Versuche ist nun außerordentlich schwer zu beschaffen — Strasburger hat nur in der Wasserpest, Helodea canadensis, ein solches gefunden —, und beweisende Ergebnisse sind infolge verschiedener Schwierigkeiten nur ausnahmsweise zu erwarten, einzelne unter einer großen Zahl von Versuchen. Außer denen, die vier Samen ergeben, sind übrigens auch solche zu verwerten, bei denen drei heranreifen (die Nachkommen dürfen dann nie alle dasselbe Geschlecht zeigen, wenn der Pollen den Ausschlag geben soll). Die Versuche sind also sehr mühsam, die Tragweite der Ergebnisse stünde aber im Verhältnis zu der aufgewandten Mühe, wenn sie auch im einzelnen noch verschiedene Deutungen zuließen.

Ist die Tendenz in der Keimzelle unabänderlich bestimmt?

Haben die Keimzellen also schon bestimmte Tendenzen, so ist die nächste Frage die, ob diese unveränderlich festgelegt sind, so daß dadurch auch das Geschlecht der Nachkommen vollständig bestimmt ist, oder ob trotz der Tendenzen der Keimzellen über das Geschlecht der Nachkommen erst bei der Befruchtung definitiv entschieden wird. Wir können ja ganz gut verstehen, daß eine bestimmte geschlechtliche Tendenz der Keimzellen noch nicht notwendig über das Geschlecht des Embryo zu entscheiden braucht; ist es doch mit den übrigen Eigenschaften auch nicht anders. Die Eizellen einer rein weiß blühenden Erbsensorte haben z. B. ganz sicher auch die Tendenz, eine weiß blühende Pflanze zu geben; bestäubt man aber die kastrierten Blüten einer solchen weißen Erbse mit dem Pollen einer violett blühenden, so erhält man aus denselben Eizellen lauter violett blühende Nachkommen.

Viele Forscher haben sich nun dahin ausgesprochen, daß die Hälfte der Eizellen als Männchen, die Hälfte als Weibchen fest vorherbestimmt sei, und daß jeder Einfluß der Spermatozoen fehle. Von vornherein ließe sich natürlich auch ganz gut vorstellen, daß die Tendenz in den Spermatozoen festgelegt sei. Man hat aber sich dabei zumeist auf die Tatsache gestützt, daß bei manchen Tieren zweierlei Eier, größere und kleinere, gebildet werden. Aus den größeren gehen stets Weibchen, aus den kleineren Männchen hervor. In den meisten Fällen handelt es sich dabei um Eier, die sich ohne Befruchtung parthenogenetisch weiter entwickeln, so bei der Reblaus, bei Daphniden und Rotatorien. Auf Tiere mit normaler geschlechtlicher Fortpflanzung dürfte ihr Verhalten nicht übertragbar sein. Und der einzige Fall, wo befruchtungsbedürftige Eier entsprechende Größendifferenzen zeigen, bei dem merkwürdigen Strudelwurm Dinophilus apatris, ist durch neuere Untersuchungen (von Shearer[1])) sehr zweifelhaft geworden; die Größendifferenz soll sich erst nach der Befruchtung einstellen, also wenn das Geschlecht jedenfalls schon entschieden ist. Die Befruchtung soll hier eben viel früher eintreten, als man bis jetzt annahm.

Beweise für die feste Bestimmung der Tendenz in den Keimzellen.

---

[1]) Shearer, Cresswell, The Problem of Sex Determination in Dinophilus gyrociliatus. Journ. Marine Biol. Assoc. Vol. 9, 1911. — Nach andern Angaben (Beauchamp, C. R. Acad. Paris 1910) ist Dinophilus parthenogenetisch, reiht sich also den oben genannten Fällen an. Von Beard (l. c.) werden auch für Raja batis zweierlei verschieden große Eier angegeben.

Beweise dafür, daß das Geschlecht nicht in der Keimzelle festgelegt zu sein braucht.

Die Beweise für eine unveränderliche Vorherbestimmung der Keimzellen sind also fraglich geworden; umgekehrt hat sich in einigen Fällen durch das Experiment nachweisen lassen, daß das Geschlecht der Nachkommen von der inneren Beschaffenheit beider Eltern abhängt, also nicht in den Keimzellen eines Elters, und damit überhaupt nicht unabänderlich festgelegt sein muß.

Versuche R. Hertwigs mit Fröschen.

Bei seinen Versuchen mit Fröschen fand R. Hertwig[1]), daß die Abstammung von Ei und Sperma, respektive die Herkunft des Männchens und Weibchens aus der einen oder anderen Gegend, von Einfluß ist auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft. An manchen Orten ist nämlich das Geschlecht der jungen Fröschchen schon sehr frühzeitig zu erkennen, an anderen Orten ist die Mehrzahl der jungen Tiere sehr lange äußerlich und innerlich indifferent (nicht eigentlich hermaphroditisch); die Umwandlung der nicht differenzierten Keimdrüsen in ausgesprochen männliche oder weibliche erfolgt bei ihnen viel später. Diese Eigenschaft, indifferente Jungen zu bilden, vererbt sich stärker als die, frühzeitig differenzierte hervorzubringen. Befruchtet man nun die Eier eines normalen Weibchens mit dem Sperma eines lange indifferent gewesenen Männchens, so erhält man viel indifferente Nachkommen statt normaler. Der normale Geschlechtszustand ist also in den Eiern noch nicht festgelegt, er kann durch die Spermatozoen abgeändert werden.

Versuche mit Plantago lanceolata.

Ich selbst fand bei einer Pflanze, dem spitzblättrigen Wegerich (Plantago lanceolata) einen ähnlichen, vielleicht noch zwingenderen Beweis für den Einfluß, den die Herkunft der männlichen und weiblichen Keimzellen hat[2]). Hier gibt es freilich nicht Männchen und Weibchen, sondern Zwitter, Weibchen und Zwischenstufen; die Art ist gynomonözisch und gynodiözisch (S. 7 u. 9). Von verschiedenen Weibchen, die alle gleichzeitig mit dem Pollen ein und desselben zwittrigen Stockes bestäubt worden waren, brachte jedes eine anders zusammengesetzte Nachkommenschaft hervor, jedes z. B. verschieden viel Weibchen. Von der Beschaffenheit der männlichen Keimzellen allein konnte also

[1]) Zusammenfassend referiert in „Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems“. Biol. Centralbl. Bd. XXXII, 1912, p. 69 ff.

[2]) Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung polygamer Blütenpflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. XXVI a, 1908, Heft 9.

das Geschlecht nicht abhängen; die Beschaffenheit der Mütter, resp. der Eizellen mußte eine Rolle spielen. Wurde umgekehrt ein und dasselbe Weibchen nach und nach mit dem Pollen verschiedener zwittriger Stöcke bestäubt, so fiel die getrennt aufgezogene Nachkommenschaft ebenfalls verschieden aus; es waren z. B. wieder ungleich viel Weibchen darunter. Folglich konnte das Geschlecht auch nicht in den Eizellen der weiblichen Pflanzen festgelegt sein; es mußten auch die männlichen Keimzellen, je nach ihrer Herkunft, mitgewirkt haben. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft hing also vom Vater und von der Mutter ab, und zwar so, wie die Ausdehnung der Versuche zeigte, daß das eine Weibchen mehr seinesgleichen hervorbrachte als ein anderes, gleichgültig, wie es bestäubt wurde, und daß auch der eine zwittrige Stock stets die Bildung von relativ mehr Weibchen veranlaßte als der andere, gleichgültig, was für ein Weibchen seinen Blütenstaub erhielt.

Beweise durch Bastardierungsversuche.

Den schlagendsten Beweis dafür, daß die progame Tendenz der Eizellen nicht unabänderlich bestimmt zu sein braucht, liefern aber die schon erwähnten Vererbungsversuche mit Mercurialis annua (S. 24) und die noch genauer zu besprechenden Bastardierungsversuche mit unseren beiden einheimischen Zaunrübenarten, Bryonia dioica und alba (S. 44f.). Das Mercurialis-Weibchen, das mit dem Pollen seiner einzelnen männlichen Blüten wieder lauter Weibchen hervorbringt, produziert mit dem Blütenstaub eines Männchens annähernd gleich viel Männchen und Weibchen. Dasselbe Bryonia dioica-Weibchen gibt mit dem Blütenstaub der Bryonia alba lauter weibliche Nachkommen, mit dem Pollen eines dioica-Männchens dagegen zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Nachkommen. Ebenso gibt ein Weibchen der Lichtnelke (Melandrium album) mit dem Pollen der Silene viscosa bestäubt, lauter Weibchen, statt zur Hälfte Weibchen, zur Hälfte Männchen, wie es mit dem Pollen eines Männchens seiner eigenen Art bestäubt tut (S. 55).

Angaben über eine Änderung der Tendenz vor d. Befruchtung.

In diesen Fällen handelt es sich gewiß um Einflüsse, die fest begründet im inneren Wesen der Keimzellen einer Spezies (bei den Bryonien), einer Rasse (beim Frosch) oder eines einzelnen Individuum (bei Mercurialis und beim Wegerich) liegen. Außerdem haben wir noch zahlreiche Angaben über gelungene Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses zugunsten des einen Geschlechtes, die darauf hinauslaufen, daß

beim selben Individuum die Tendenz seiner Keimzellen ganz umgeschlagen oder wenigstens in ihrer Stärke verändert sein sollte.

Versuche von Russo.

So hat jüngst A. Russo[1]) mit großer Bestimmtheit angegeben, daß er durch Darreichung von Lezithin, das in den Eiern aufgehäuft wird, beim Kaninchen das Sexualverhältnis entschieden zugunsten der Weibchen verschieben könne, in letzter Linie also durch die Ernährung. Nach einer wohl als besonders beweisend betrachteten Versuchsreihe gab die gleiche Anzahl von den gleichen Männchen belegter Weibchen (je 10) ohne vorherige Behandlung 36 männliche und 29 weibliche Nachkommen, nach der Behandlung mit Lezithin 26 männliche und 40 weibliche. Das normale Geschlechtsverhältnis des Kaninchens weicht jedenfalls nicht stark von 1 : 1 ab, zeigt aber wohl ein geringes Überwiegen der Männchen. Die Lezithinbehandlung soll keine Nachwirkung hervorrufen, sondern nach ihrem Abbruch soll sich wieder das normale Verhältnis der Geschlechter zeigen. Wiederholungsversuche von anderer Seite[2]) mahnen zur Vorsicht diesen Schlüssen gegenüber.

Angaben über den Einfluß des Alters.

Angaben über den Einfluß des relativen Alters der Keimzellen, also ihres Entwicklungszustandes bei Eintritt der Befruchtung, sind besonders oft gemacht worden. So sollten nach älteren Angaben Thurys frühzeitig befruchtete Eier vorwiegend Weibchen, später, längere Zeit nach ihrer Ablösung befruchtete, Männchen geben. Nach ganz neuerdings publizierten Versuchen Th. Ciesielskis[3]) ist umgekehrt das Alter der männlichen Keimzellen von entscheidendem Einfluß. Es soll z. B. beim Hanf bei Verwendung ganz jungen Pollens die Nachkommenschaft fast ausschließlich aus Männchen, bei Verwendung älteren Pollens (24 Stunden nach dem Ausstäuben) ganz ausschließlich aus Weibchen bestehen.

Bis jetzt haben die meisten derartigen Behauptungen, mit so großer Bestimmtheit sie auch vorgetragen wurden, einer kritischen Nachprüfung nicht Stand gehalten, und gegen viele lassen sich von vornherein theoretische Bedenken geltend machen. Bei den Angaben über ein „Umschlagen" der Tendenz der Keimzellen eines

[1]) Russo, A. Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes. Jena 1909.

[2]) Von Basile (Atti Acad. Lincei Vol. XVII p. 643, 1908) und Punnett (Proceed. Cambr. Philosoph. Society, Vol. XV. Pt II. p. 92, 1909).

[3]) Ciesielski, Th., Quomodo fiat, ut mox proles masculina, mox feminina oriatur apud plantas, animalia et homines? Leopolis 1911.

Geschlechtes ist zum Beispiel nicht immer beachtet worden, daß dieses Geschlecht auch zweierlei Keimzellen mit verschiedener Tendenz bilden und die eine Sorte in anderer Weise beeinflußt werden könnte als die andere, z. B. gänzlich ausgeschaltet. Dann würde nicht die Tendenz der Keimzellen, die bei der Befruchtung eine Rolle spielen, geändert sein, sondern nur ihr Zahlenverhältnis und damit das Geschlechtsverhältnis überhaupt. — Mit dem Umschlagen der Keimzellen aus der einen Tendenz in die andere wären auch Schwierigkeiten verbunden wegen der Tendenzlosigkeit, die während des Umschlagens eine, wenn auch nur kurze Zeit herrschen würde.

Versuche von R. Hertwig. Die einzigen Versuche über den Einfluß des Alters der Keimzellen, die in dieser Hinsicht vielleicht allen Anforderungen entsprechen, verdanken wir wieder R. Hertwig[1]). Bei ihnen gaben die im Zustand der Überreife befruchteten Eier des Frosches außerordentlich viel mehr Männchen, als nach dem Geschlechtsverhältnis zu erwarten gewesen wären, ja schließlich nur Männchen. Die Eier waren über die normale Zeit im Uterus verblieben, bis zu 96 Stunden, und wurden künstlich befruchtet. Die folgende kleine Tabelle gibt die Ergebnisse des letzten von R. Hertwig angestellten Versuches wieder; die Eier einerseits und die Spermatozoen andererseits stammten je von ein und demselben Tier.

	1. Befruchtung 19. Mai	2. Befruchtung 20. Mai	3. Befruchtung 23. Mai
Gesamtzahl der Eier .	397	108	773
Davon nicht befruchtet	20 (5 %)	40	380 (49 %)
Abgestorbene Schwächlinge	—	—	54
Zur Aufzucht benutzt	377	68	339
Auf ihr Geschlecht untersucht	349	50	271
Resultat . . .	185 ♀ : 164 ♂	20 ♀ : 30 ♂	0 ♀ : 271 ♂

Ein Punkt, wo die Kritik noch einsetzen könnte[2]), scheint mir in der Prozentzahl nicht befruchteter Eier zu liegen; es könnte zweierlei Eier geben, und die mit weiblicher Tendenz könnten früher

---

[1]) Neuester Bericht in dem kritischen Sammelreferat R. Hertwigs im Biolog. Centralbl. 1912, S. 69 u. f.

[2]) Morgan, Th. H., Is the female frog heterozygous in regard to sex-determination? Amer. Natur. Vol. XLV., April 1911.

befruchtungsunfähig werden. Daß Hertwig die Sterblichkeit der Larven später gleich groß fand, würde nicht dagegen sprechen, wohl aber die Beobachtung von Hertwigs Schüler Kuschakewitsch, daß bei seinen entsprechenden Versuchen bei normaler und überreifer Befruchtung fast sämtliche Eier ausschlüpften, also auch befruchtet waren. Neuerdings hat Th. H. Morgan[1]) auf andere Erklärungsmöglichkeiten hingewiesen. Es könnte am Ende die zweite Reduktionsteilung im Ei, die immer erst nach der Befreiung aus dem Uterus, im Wasser, eintritt, infolge der langen Verzögerung nicht normal vor sich gehen, so daß keine richtige Befruchtung einträte, und die Kerne des Embryos alle vom Kern des Spermatozoon abstammen. Oder es könnte aus demselben Grunde der Kern des Spermatozoon ausgeschaltet werden, weil der Eikern schon von selbst angefangen hätte, sich weiter zu entwickeln. In solchen Fällen würde dann das Geschlecht eben nur von einer Sorte Kerne bestimmt und der geschlechtlichen Tendenz dieser Kerne entsprechen.

Jedenfalls wäre es sehr wünschenswert, wenn auf dem Wege der zytologischen Untersuchung oder durch einen Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung eines der Geschlechter beim Frosch als heterogametisch nachgewiesen werden könnte.

Der „Kampf" der verschiedenartigen Tendenzen.

Wenn die beiden Keimzellen, die sich bei der Befruchtung vereinigen, dieselbe Tendenz haben, z. B. beide die weibliche, so ist damit das Geschlecht des neuen Organismus ohne weiteres bestimmt. Anders, wenn die beiden Keimzellen Träger verschiedener Tendenzen sind. Viele Theorien nehmen ja an, daß alle Keimzellen des einen Geschlechtes die eine, alle des anderen die andere Tendenz haben. Und wenn, nach unserer obengemachten Annahme, das eine Geschlecht homogametisch, das andere heterogametisch ist, müssen wenigstens etwa in der Hälfte der Fälle ungleiche Tendenzen zusammen kommen. Dann muß natürlich eine Entscheidung zwischen den beiden Tendenzen getroffen werden.

In der Literatur spielt nun die Vorstellung von einem Kampf zwischen den Keimzellen mit verschiedenen Tendenzen bei

---

[1]) Morgan, Th. H., Is the change in the sex-ratio of the frog, that is affected by extermal agents, due to partial fertilization? Amer. Natur. Vol. XLVI., Febr. 1912.

der Befruchtung eine Rolle[1]). Bald soll die männliche, bald die weibliche Tendenz stärker sein. Die siegende Tendenz soll dann das Geschlecht des Nachkommen bestimmen. Man hat dabei wohl meist als ausschlaggebend zufällige (d. h. von außen bedingte) Schwankungen in der Stärke bei der männlichen und bei der weiblichen Tendenz angenommen, Schwankungen, wie sie etwa in der Länge unter den auf einem Felde stehenden Roggenhalmen vorkommen. Es ist aber wahrscheinlicher, daß die Entscheidung (die ja auf alle Fälle getroffen werden muß) schon von vornherein bestimmt ist und zwar so, daß der Vorteil stets auf Seite einer bestimmten Tendenz ist (wenn auch eine Beeinflussung der Stärke von außen her denkbar ist und im Einzelfall vielleicht auch nachweisbar sein wird). Ist es doch mit den übrigen Eigenschaften auch nicht anders. Wenn sich die Keimzellen einer violett blühenden und einer weiß blühenden Erbse vereinigen, steht das Ergebnis, lauter Pflanzen mit violetten Blüten, auch fest, so sicher, daß wir auf einen Versuchsfehler oder die Bastardnatur des einen Elters schließen können, wenn wir ein teilweis anderes Resultat erhalten, z. B. Individuen mit weißen Blüten auftreten sehen. Auch sonst spricht manches dafür, daß beim Zusammentreffen von Keimzellen mit verschiedener geschlechtlicher Tendenz von vornherein die eine Tendenz im Vorteil ist.

Bei Homogametie des einen, Heterogametie des anderen Geschlechtes ist es von vornherein fast selbstverständlich, daß jene Tendenz der heterogametischen Keimzellen, die der Tendenz der homogametischen entgegengesetzt ist, über diese Tendenz dominiert, sonst kämen die annähernd gleichviel Nachkommen mit dem einen und dem andern Geschlecht nicht heraus. Aber auch wenn wir z. B. die Annahme machen, jedes Geschlecht bringe Keimzellen mit der ihm eigenen Tendenz hervor, kommen wir kaum mit zufälligen Stärkeunterschieden zwischen den Tendenzen der beiden sich vereinigenden Keimzellen aus.

Da die Entscheidung ungefähr gleich oft zugunsten des männlichen wie des weiblichen Geschlechts fallen soll, müßte die (mittlere oder besser die) durchschnittliche Stärke bei beiden Tendenzen gleich groß sein. Dann würden bei beiderlei Keimzellen gerade die mittleren Stärkegrade am häufigsten vorkommen und

[1]) In weitgehender Weise z. B. bei E. Bugnion, Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. Bull. Soc. Vaud. Scienc. natur. Vol. LXVI, Nr. 169, Juin 1910.

auch bei der Befruchtung am häufigsten zusammentreffen. Eine Entscheidung würde also relativ häufig nur von ganz minimalen Unterschieden in der Stärke herbeigeführt werden können, selten von sehr großen, trotzdem müßten immer dieselben Individuen, entweder rein männliche oder rein weibliche, entstehen. — Auch die Annahme, daß bei beiderlei Keimzellen jede Tendenz in zwei verschiedenen mittleren Stärkegraden vorkomme, hilft nicht weiter. Nur wenn sich bei der einen Art Keimzellen die Stärke der Tendenz um einen Mittelwert bewegte, bei der anderen Keimzellart um zwei Werte, von denen der eine stärker, der andere schwächer als jener einzige sein müßte, würde stets eine sichere Entscheidung garantiert sein. Damit sind wir auf anderem Wege wieder zu der Annahme gelangt, daß die Keimzellen des einen Geschlechtes einheitlich, die des anderen von doppelter Art sind.

III.

Übersicht über das bisher Besprochene.

Überblicken wir nun einmal das bisher Besprochene. Wir haben gesehen:

daß nicht nur jedes Geschlecht, sondern auch jede Keimzelle die Fähigkeit besitzt, für die Entfaltung sowohl des männlichen, als des weiblichen Merkmalkomplexes zu sorgen,

daß der Prozeß der Geschlechtsbestimmung in der Unterdrückung des einen Merkmalkomplexes zugunsten des anderen besteht,

daß auch die Keimzellen schon eine bestimmte geschlechtliche Tendenz durch Unterdrückung eines Anlagenkomplexes erhalten,

daß diese Tendenz aber nicht in einer Sorte Keimzellen, etwa in den Eizellen, ganz unabänderlich festgelegt ist, oder doch festgelegt zu sein braucht, sondern daß das Geschlecht des Nachkommen erst nach der Befruchtung definitiv bestimmt ist,

daß wir auch Anhaltspunkte über die Art der geschlechtlichen Keimzellen besitzen, speziell, daß, wenigstens in vielen Fällen, das eine Geschlecht nur einerlei Keimzellen hervorbringen, homogametisch sein dürfte, während das andere zweierlei Keimzellen bilden, heterogametisch sein wird,

daß endlich beim Zusammentreffen ungleicher Tendenzen nicht eine Zufallsentscheidung fällt, sondern im allgemeinen ein bestimmter, vorher festgelegter (ererbter) Unterschied in der Stärke der Tendenzen dann das Geschlecht des Nachkommen bestimmt.

Die Anwendung der neuen Vererbungsgesetze auf das Problem der Geschlechtsbestimmung.

Damit haben wir die nötigsten Anhaltspunkte zur Besprechung der Versuche, die Geschlechtsbestimmung mit den Ergebnissen der modernen Vererbungslehre in Zusammenhang zu bringen. Ich muß diese Ergebnisse selbst im wesentlichen als bekannt voraussetzen; sie sind mit dem Namen Gregor Mendels untrennbar verbunden.

Mendel.

Schon Mendel[1]) selbst war der Gedanke durch den Kopf gegangen, ob sich die von ihm entdeckten Gesetze nicht auch auf das Problem der Geschlechtsbestimmung anwenden ließen. Die ersten Versuche in dieser Richtung gingen aber nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze von Strasburger[2]), Castle[3]) und Bateson[4]) aus. Strasburger gebührt durchaus die Priorität, Castles Theorie ist aber wohl am bekanntesten geworden. Sie hat jetzt, nach all' der Anregung, die sie geboten hat, wohl nur noch historischen Wert.

Strasburger, Castle, Bateson.

Castle nahm an, daß sowohl von den Eiern als von den Spermatozoen je die Hälfte die männlichen, die Hälfte die weiblichen Anlagen führe, daß „selektive Befruchtung" das Zusammenkommen von Keimzellen mit den gleichen Anlagen verhindere und dafür sorge, daß sich nur Keimzellen mit verschiedenen Anlagen, den männlichen und weiblichen, vereinigten. Dabei sollten bald die einen, bald die anderen Anlagen dominieren, so daß die Hälfte der Nachkommen Männchen, die Hälfte Weibchen würden. Bei der Keimzellbildung würden endlich sowohl beim männlichen als beim weiblichen Geschlecht durch regelrechtes Spalten die Anlagen so verteilt, daß bei beiden jedesmal wieder die Hälfte der Keimzellen die männlichen, die Hälfte die weiblichen Anlagen erhielte. Dann könnten durch selektive Befruchtung wieder Männchen und Weibchen entstehen usf. Nach dieser Theorie wären also sowohl Männchen als Weibchen heterogametisch, gewissermassen Bastarde.

---

[1]) Mendel, G., Brief an C. Nägeli (1870). Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math. phys. Kl. XXXIX. III (1905), S. 241 und Zusatz S. 253.

[2]) Strasburger, E., Versuche mit diözischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. Bd. XX, 1900, S. 764.

[3]) Castle, W. E., The Heredity of Sex. Contrib. Zöol. Labor. Mus. Comp. Zöol. Harvard College, Bullet. Vol. XL, No. 4, 1903.

[4]) Bateson, W., Address to the Zoolog. Sect. British Association f. the Adv. of Science, Cambridge 1904.

Zurückführung der Geschlechtsbestimmung auf die Rückkreuzung eines mendelnden Bastardes mit seinem rezessiven Elter.

Heutzutage geht man bei derartigen Erklärungsversuchen wohl allgemein von den Erscheinungen aus, die ein den neuen Gesetzen folgender, „mendelnder“ Bastard bei der Verbindung mit dem einen seiner Eltern zeigt. Diesen Weg hat zuerst G. Smith (1906) angedeutet; seine Beobachtungen über den verschiedenen Einfluß der Sacculina auf die beiden Geschlechter der Krabbe Inachus (S. 15) hatten in ihm die Vorstellung geweckt, daß das Männchen heterozygotisch, das Weibchen homozygotisch sei. Ohne Kenntnis von Smiths Arbeit zu haben, kam ich kurz darauf durch die Ergebnisse meiner Bastardierungsexperimente mit Zaunrüben (1907) zu derselben Auffassung der Geschlechtsbestimmung[1]).

Wir wollen zunächst die Erscheinungen kurz betrachten, die eine solche Rückkreuzung des Bastardes mit seinem einen Elter bietet. Man vergleiche dazu Fig. 4.

Die Rückkreuzung eines mendelnden Bastardes mit seinem rezessiven Elter.

Nehmen wir an, wir hätten eine rotblühende Pflanze mit einer weißblühenden verbunden und einen etwas heller rot blühenden Bastard erhalten; rot dominiere also über weiß, das rezessiv sei. Wenn dieser Bastard nun seine Keimzellen bildet, erhält nach dem Spaltungsgesetz die Hälfte davon die Anlage für rote, die Hälfte die für weiße Blüten, und zwar jedesmal sowohl die Hälfte der männlichen wie der weiblichen Keimzellen. Bei Selbstbestäubung würde $^1/_4$ der Nachkommen dem rein roten Elter entsprechen und rot blühen, $^1/_4$ dem rein weißen, rezessiven Elter, also weiß blühen, $^2/_4$ aber wieder dem Bastard und etwas heller rot sein als das rote Elter. Befruchtet man dagegen den Bastard mit dem weißblühenden Elter, oder umgekehrt dieses Elter mit dem Bastard, so besteht die Nachkommenschaft zur Hälfte aus heller rot blühenden Pflanzen, die wieder Bastarde sind, zur Hälfte aber aus rein weißen Pflanzen. Denn die Hälfte der Keimzellen des Bastardes enthält ja die Anlage für rot, die Hälfte die für weiß; in allen Keimzellen des weißen Elters steckt dagegen nur die Anlage für weiß. Bei der Vereinigung des Bastards mit dem weißen Elter kommt also in der Hälfte der Fälle rot und weiß zusammen und gibt etwas heller rot, in der andern Hälfte der Fälle aber trifft weiß und weiß zusammen, wobei selbstverständlich weiß herauskommt. Die neuen

[1]) Die Ergebnisse selbst waren schon 1903 und 1905 mitgeteilt worden.

Bastarde spalten bei der Keimzellbildung natürlich wie die alten, nach rot und weiß, die neu entstandenen weißen Pflanzen haben in allen ihren Keimzellen nur die Anlage für weiß, so daß bei der Verbindung der Nachkommen, die Bastarde sind, mit ihren weiß blühenden Geschwistern wieder zur Hälfte heller rote Bastarde, zur Hälfte weiß blühende Pflanzen entstehen usf.

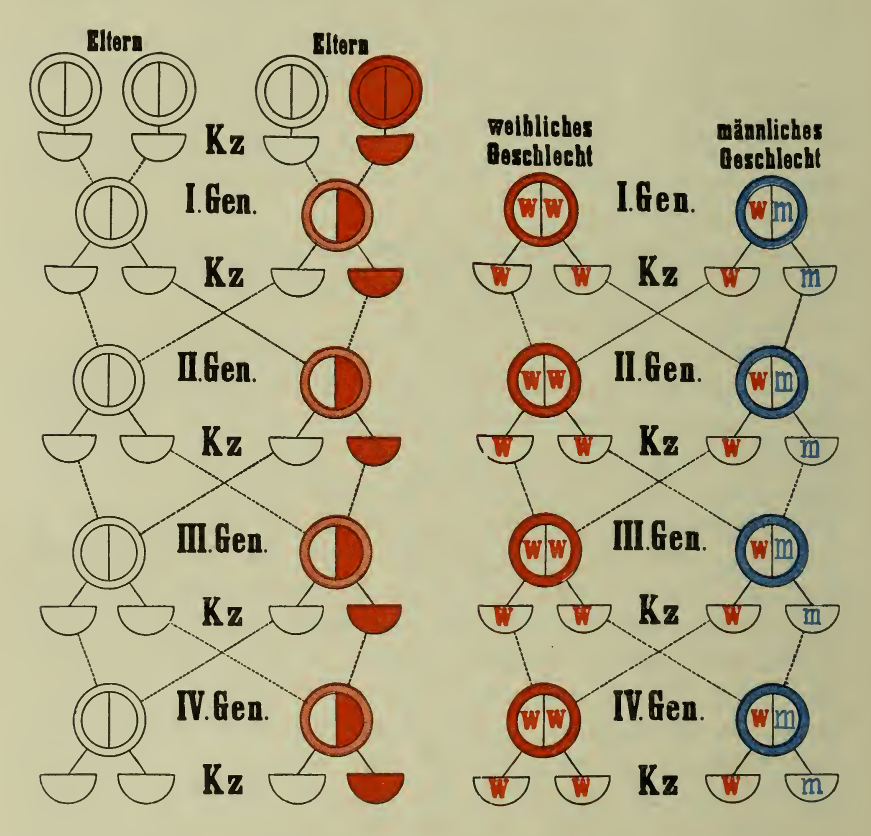


Fig. 4. Schema der Rückkreuzung eines mendelnden Bastardes (zwischen einer rot und einer weiß blühenden Sippe) mit seinem rezessiven (weiß blühenden) Elter, vier Generationen.

Jede Pflanze ist durch eine Scheibe repräsentiert, der Saum zeigt die Blütenfarbe an. Die eingeschlossenen Halbkreise stellen die Keimzellen dar, aus denen die Pflanze entstanden ist. Darunter, ebenfalls als Halbkreise, die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen (Kz).

Fig. 5. Geschlechtsbestimmung nach dem Rückkreuzungsschema eines mendelnden Bastardes, vier Generationen.

Jede Pflanze ist wieder durch einen Kreis repräsentiert. Die Farbe des Saumes zeigt das entfaltete Geschlecht an (blau = männlich, rot = weiblich). Die eingeschlossenen Halbkreise stellen die Keimzellen dar, aus denen die Pflanze entstanden ist, mit ihren Tendenzen (m = männlich, w = weiblich). Darunter, als Halbkreise, die bei der Spaltung entstehenden Keimzellen (Kz) mit ihrer Tendenz.

Die Übertragung auf die Geschlechtsbestimmung.

In diesen Vorgängen bei der Verbindung eines mendelnden Bastardes mit einem seiner Eltern kann man nun ein Schema für die Vorgänge bei der Geschlechtsbestimmung sehen. (Man vergleiche dazu Fig. 5.) Man braucht bloß noch folgendes anzunehmen: Die Tendenz, männliche oder weibliche Nachkommen zu geben, ist eine Eigenschaft wie die, rote oder weiße Blüten hervorzubringen, und die eine Geschlechtstendenz dominiert über die andere, wie rot über weiß dominiert. Wir wollen zunächst die männliche Tendenz über die weibliche dominieren lassen.

Weibchen können dann nur entstehen, wenn beide sich vereinigende Keimzellen die Tendenz für weiblich haben, und die Keimzellen, die von diesen Weibchen gebildet werden, können natürlich alle nur die Tendenz für weiblich besitzen. Die Weibchen sind homozygotisch und also auch homogametisch.

Männchen entstehen dann, wenn sich eine weibliche Keimzelle, die stets weibliche Tendenz besitzt, mit einer Keimzelle mit männlicher Tendenz vereinigt; diese Tendenz dominiert ja, wie wir annahmen, so daß das Produkt männlich wird. Bei der Keimzellbildung tritt aber Spalten ein, die Hälfte der Spermatozoen enthält die männliche, die Häfte die weibliche Tendenz. Die Männchen sind heterozygotisch und deshalb auch heterogametisch.

Werden mit diesen zweierlei männlichen Keimzellen die einheitlichen weiblichen befruchtet, so kommt in der Hälfte der Fälle gleiches und gleiches zusammen, weibliche Tendenz mit weiblicher Tendenz, und es entstehen Weibchen; in der andern Hälfte der Fälle trifft aber ungleiches zusammen, männliche und weibliche Tendenz, und es entstehen Männchen.

Sie brauchen bloß statt rot männliche Tendenz, statt weiß weibliche Tendenz zu setzen, so gilt das Rückbastardierungsschema (Fig. 4) für die Geschlechtsbestimmung (Fig. 5).

Wir haben eben angenommen, die männliche Tendenz dominiere über die weibliche; wir können ebensogut die weibliche Tendenz über die männliche dominieren lassen; dann muß aber das weibliche Geschlecht heterogametisch und das männliche homogametisch sein.

Wenn man die Geschlechtsbestimmung in der geschilderten Weise nach den Mendelschen Vererbungsgesetzen vor sich gehen läßt, erklärt sich also ohne weiteres, daß das eine Geschlecht homogametisch, das andere heterogametisch ist, daß bei diesem die

zweierlei Keimzellen in gleicher Zahl gebildet werden, und daß das Zahlenverhältnis der Geschlechter annähernd 1 : 1 ist. Die spezifischen Abweichungen, daß z. B. oft mehr Männchen als Weibchen gebildet werden, wären dann auf sekundäre Einflüsse zurückzuführen.

Die Erklärung der Abweichungen vom Geschlechtsverhältnis 1 : 1.

Man hat auf die auffallenderen Abweichungen vom Geschlechtsverhältnis 1 : 1 zum Teil sehr großes Gewicht gelegt und geglaubt, daraus schließen zu dürfen, daß die Anwendung der Mendelschen Gesetze auf die Geschlechtsbestimmung unmöglich sei. Es ist aber nicht zu vergessen, daß solche stets gleichsinnig ausfallende Abweichungen von den zu erwartenden Zahlen auch bei unzweifelhaften Fällen mendelnder Vererbung vorkommen, ja daß sie soweit gehen können, bis eine zu erwartende Individuenklasse unter der Nachkommenschaft überhaupt nicht mehr auftritt[1]). Im übrigen ist es ja für die Zurückführung auf die Mendelschen Spaltungsgesetze im Prinzip gleichgültig, ob die Abweichung vom Sexualverhältnis 100 : 100 größer oder kleiner ist, + 0,5, + 5 oder + 50 beträgt, sobald sie überhaupt stets da ist. Die Hauptsache bleibt, daß hier wie bei den genannten Fällen mendelnder Vererbung zur vollständigen Erklärung die Spaltung der Tendenzen bei der Keimzellbildung und ihre rein zufällige Kombination nicht ausreichen, sondern mindestens noch ein Faktor mitwirken muß. Gelegenheit dafür ist ja reichlich gegeben, von dem Moment der Spaltung an bis zu dem Zeitpunkt, wo wir die statistische Aufnahme an den mehr oder weniger erwachsenen Nachkommen machen.

Was spaltet?

Will man die neuen Vererbungsgesetze anwenden, so darf man freilich nicht vergessen, daß es sich bei dem Spalten und Dominieren niemals um die Merkmalskomplexe selbst handeln kann, die die primären und sekundären Geschlechtscharaktere ausmachen; diese sind nach dem, was wir schon gehört haben, sogar in den Keimzellen stets für beide Geschlechter vorhanden. Spalten und dominieren können nur davon unabhängige Faktoren, die bestimmen, welche Anlagenkomplexe sich entwickeln, und die man „Geschlechtsbestimmer" nennen könnte.

Dieser Gesichtspunkt, den ich schon 1905 und 1907 aufs schärfste betont habe[2]), ist freilich bei den nun zu besprechenden

---

[1]) Angaben z. B. in den „Neuen Vererbungsgesetzen, S. 55.

[2]) G. Mendels Briefe an C. Nägeli, Zusatz zu S. 241, Abhandl. d. K. S. Gesellsch. d. Wissensch. math.-phys. Klasse XXIX, III. S. 253, und Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. 1907, S. 7, S. 46 ff.

Versuchen, die experimentellen Belege für die Anwendung der Vererbungsgesetze auf unser Problem zu finden, nicht immer berücksichtigt worden.

Versuche zum Nachweis der Geschlechtsbestimmung nach den neuen Vererbungsgesetzen.

Wir können die Versuche in zwei Gruppen bringen. In die eine stellen wir jene, die mit Hilfe der sogenannten „geschlechtsbegrenzten Vererbung" in das Problem der Geschlechtsbestimmung eindringen wollen, in die andere jene, die hierzu Bastarde zwischen getrenntgeschlechtigen und hermaphroditischen Organismen benützen. Ich berichte über diese letzteren Untersuchungen zuerst.

Bastardierungsversuche mit gemischt- und getrenntgeschlechtigen Pflanzen.

Der Versuchsplan.

Sie gingen von folgender Überlegung aus[1]). Es sollte die unbekannte geschlechtliche Tendenz der männlichen und weiblichen Keimzellen einer getrenntgeschlechtigen Art bestimmt werden. Vereinigen sich die beiderlei Keimzellen miteinander, so kann man aus dem Ergebnis, dem Geschlecht des Embryo, keine Schlüsse ziehen; es läßt die verschiedensten Annahmen zu. Vereinigen sie sich dagegen mit fremden Keimzellen, deren geschlechtliche Tendenz bekannt ist, so läßt sich aus der Änderung dieser Tendenz, wie sie an den Nachkommen hervortritt, eventuell auf die Tendenz der getrenntgeschlechtigen Keimzellen schließen.

Solche Keimzellen mit von vornherein bekannter Tendenz sollen bei den zwittrigen Organismen vorhanden sein; hier sollen Eizelle und männliche Keimzelle nicht verschiedene geschlechtliche Tendenz besitzen, sondern beide dieselbe, die zwittrige. Die Eizelle eines solchen zwittrigen Organismus müßte, künstlich zur parthenogenetischen Entwicklung gebracht, wieder einen zwittrigen (nicht etwa einen weiblichen) Organismus geben, was sie in den Fällen von natürlicher Parthenogenesis (Alchimilla, Taraxacum, Hieracium usw.) auch wirklich tut. Wenn nun die eingeschlechtliche Tendenz in den Keimzellen einer getrenntgeschlechtigen Art stärker ist als die gemischtgeschlechtliche Tendenz in den Keimzellen einer verwandten zwittrigen, so daß beim Zusammentreffen sie und nicht die zwittrige sich entfaltet, und die beiden Arten lassen sich miteinander bastardieren, so muß sich aus dem Geschlechte der Bastarde auf die Tendenz der Keimzellen der getrenntgeschlechtigen Art schließen lassen.

---

[1]) Ausführliche Angaben in der „Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen", Berlin 1907.

Die Bryonia-Bastarde. Material dazu hat sich bis jetzt nur im Pflanzenreich finden lassen, und auch da ist es sehr spärlich. Die ersten Versuche wurden mit unseren zwei Zaunrübenarten, Bryonia dioica und Bryonia alba, angestellt. Bryonia dioica ist, wie ihr Name schon sagt, getrenntgeschlechtig; es gibt männliche und weibliche Exemplare. Bryonia alba dagegen

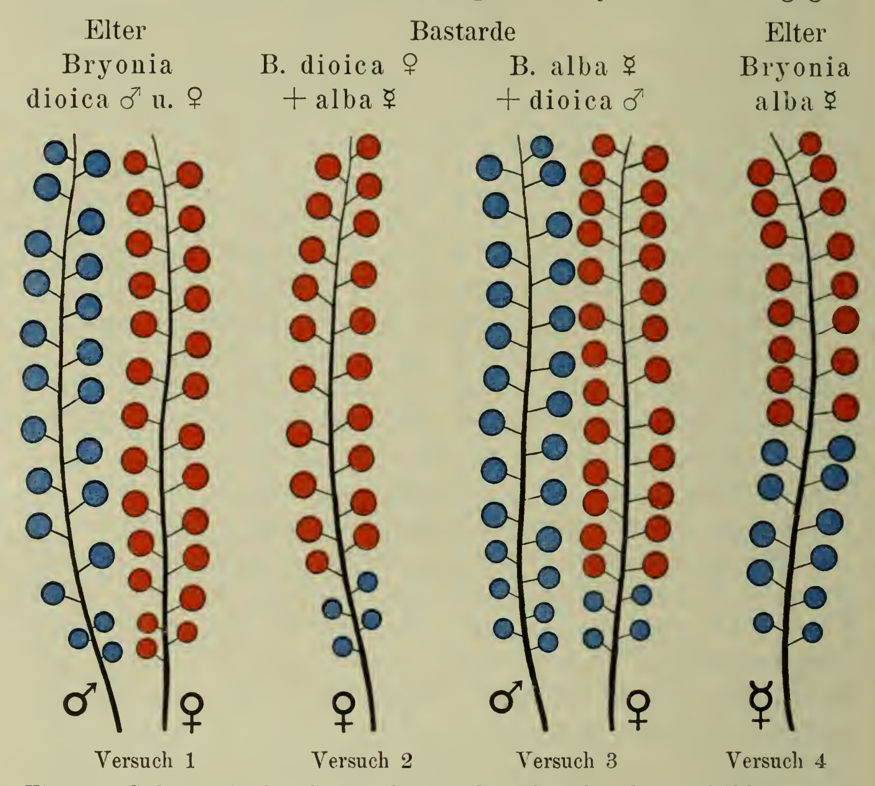


Fig. 6. Schematische Darstellung der Geschlechtsausbildung bei Bryonia dioica, B. alba und ihren reziproken Bastarden.
Je ein Sproß für eine ganze Pflanze; die männlichen Blütenstände sind durch blaue, die weiblichen durch rote Scheiben bezeichnet. Funktionslose (verkümmernde) Blütenstände (am Grund der Sprosse) kleiner.

ist einhäusig, es existieren nur einerlei Exemplare, die männliche und weibliche Blüten tragen, und zwar trägt jeder Sproß zunächst (unten) Blütenstände mit männlichen, später (oben) Blütenstände mit weiblichen Blüten; an der Grenze können gemischte Blütenstände vorkommen.

Es lassen sich nun mit diesen Pflanzen viererlei Versuche anstellen. Man vergleiche dazu die Fig. 6.

1. Weibliche Pflanzen der Bryonia dioica, bestäubt mit dem Pollen von männlichen Pflanzen derselben Art, geben ungefähr 50% weibliche und 50% männliche Nachkommen, wie zu erwarten ist; alle sind natürlich Bryonia dioica.

2. Weibliche Pflanzen der Bryonia dioica, bestäubt mit den Pollenkörnern der Bryonia alba, geben 100% weibliche Nachkommen, lauter Bastarde (also nicht, wie beim vorigen Versuch zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Pflanzen).

3. Bryonia alba, bestäubt mit den Pollenkörnern der Männchen von Bryonia dioica, gibt 50% männliche und 50% weibliche Nachkommen, alles Bastarde.

4. Bryonia alba, mit eigenem Pollen bestäubt, gibt 100% einhäusige Pflanzen, wie es zu erwarten war. Alle sind natürlich Bryonia alba.

Die Bastarde sind als solche auch an anderen Merkmalen als dem Geschlecht zu erkennen, z. B. an der Behaarung der Narben und an der Farbe der Beeren. Genau genommen sind viele von den als Weibchen angesprochenen Bastarden nicht ganz rein weiblich, sondern bilden zunächst einige nicht taugliche männliche Blütenstände aus, ehe sie die sehr zahlreichen weiblichen Blütenstände entwickeln. Es ist bei ihnen also auch die Einhäusigkeit der Bryonia alba wenigstens angedeutet. Da sie aber physiologisch rein weiblich sind, sollen sie auch fernerhin einfach Weibchen heißen. Das Verhalten ist deshalb von Interesse, weil aus ihm doch wohl hervorgeht, daß die Keimzellen der B. alba nicht einfach „männliche“ oder „weibliche“ Tendenz haben, sondern „einhäusige“.

Wir können das Ergebnis der Bastardierungsversuche so zusammenfassen:

Bestäubt man das Weibchen der getrenntgeschlechtigen Pflanze mit dem Pollen der gemischtgeschlechtigen, so erhält man lauter Weibchen, bestäubt man dagegen die gemischtgeschlechtige Pflanze mit dem Pollen der getrenntgeschlechtigen, so erhält man zur Hälfte Männchen, zur Hälfte Weibchen.

Wie man auch die Versuchsergebnisse deuten will — und sie haben sehr verschiedene Deutungen erfahren —, so viel halte ich für sicher: Die Keimzellen der Bryonia dioica-Weibchen stimmen unter sich überein, es gibt ihrer nur einerlei, während es zweierlei männliche Keimzellen

geben muß. Die Weibchen sind homogametisch, die Männchen heterogametisch.

Die ursprüngliche Deutung der Bryonia-Versuche.

Die ursprüngliche Deutung nahm nun an, die Keimzellen des Bryonia dioica-Weibchens hätten alle die Tendenz, wieder Weibchen zu geben, die Keimzellen des Bryonia dioica-Männchens dagegen zur Hälfte die, Männchen, zur Hälfte die, Weibchen zu geben. So erklärt sich das Ergebnis der Bastardierungsversuche ohne weiteres. Die stets gemischtgeschlechtige Tendenz der Keimzellen der Bryonia alba wird jedesmal ganz oder nahezu vollständig unterdrückt. Wenn z die gemischtgeschlechtige, dw die getrenntgeschlechtige weibliche, dm die getrenntgeschlechtige männliche Tendenz bezeichnen soll, und die nicht entfaltete eingeklammert wird, hätten wir dann:

	weibl. Keimzellen		männl. Keimzellen	Bastarde
Versuch 2.	Bryonia dioica		Bryonia alba	
	dw	+	z	dw(z) weiblich
Versuch 3.	Bryonia alba		Bryonia dioica	
	z	+	dm	dm(z) männlich
	z	+	dw	dw(z) weiblich

Ihre Verwendung zur Erklärung der Geschlechtsbestimmung bei Bryonia dioica.

Die Versuche belehren uns zunächst nur über die Tendenz der Keimzellen der Bryonia dioica. Insofern ist es auch gleichgültig, daß die Bastarde völlig steril sind. Es lassen sich aber auch noch weitergehende Schlüsse daraus ziehen. Nehmen wir nämlich an, die männliche Tendenz dominiere über die weibliche, wenn beide zusammenkommen, so läßt sich auch die Geschlechtsbestimmung bei der Bryonia dioica selbst leicht verstehen. Die Weibchen bilden lauter Eizellen mit der weiblichen Tendenz. Die eine Hälfte trifft mit männlichen Keimzellen mit männlicher Tendenz zusammen, und es entstehen, infolge der Dominanz der männlichen Tendenz, Männchen. Die andere Hälfte der weiblichen Keimzellen wird von männlichen Keimzellen mit weiblicher Tendenz befruchtet und gibt dann natürlich Weibchen.

Bei der Keimzellbildung der Männchen spalten die zwei Tendenzen, so daß die Hälfte die dominierende männliche, die Hälfte die unterdrückte weibliche Tendenz erhält; bei der Keimzellbildung der Weibchen entstehen natürlich nur Keimzellen mit

weiblicher Tendenz. Damit wären für die Entstehung der nächsten Generation wieder genau dieselben Bedingungen geschaffen wie für die der vorhergehenden.

Bezeichnet nämlich wieder dm die getrenntgeschlechtig-männliche, dw die getrenntgeschlechtig-weibliche Tendenz, und wird die nicht zur Entfaltung gekommene eingeklammert, so hätten wir für Versuch 1:

	Bryonia dioica-Weibchen (weibliche Keimzellen)		Bryonia dioica-Männchen (männliche Keimzellen)		Nachkommen	deren Keimzellen
teils	dw	+	dm	=	(dw) dm Männchen	dw und dm
teils	dw	+	dw	=	(dw) dw Weibchen	nur dw

Die Geschlechtsbestimmung selbst aber entspräche also genau dem Vorgang, der bei der Verbindung eines mendelnden Bastardes mit demjenigen seiner Eltern eintritt, das rezessiv ist. — Daß es sich dabei um geschlechtsbestimmende Faktoren und nicht um die geschlechtlichen Charaktere selbst handeln müsse, haben wir schon betont. Daß die zweierlei Keimzellen des Männchens durch „Spalten“ entstehen, schließen wir daraus, daß sie im Verhältnis 1 : 1 von Individuen gebildet werden, die durch die Vereinigung von Keimzellen mit verschiedener Tendenz entstanden, also Heterozygoten sind.

Kritik an der ursprünglichen Deutung.

Diese Deutung hat wenig Beifall gefunden; fast jeder, der sich über die Versuche geäußert hat, hat wieder eine neue gegeben, ein Beweis, daß auch diese Erklärungsversuche nicht ohne weiteres befriedigten. Am meisten Widerspruch oder Nichtbeachtung hat die Annahme gefunden, die beiderlei Keimzellen der gemischtgeschlechtigen Bryonia alba hätten dieselbe einhäusige Tendenz, was mir fast selbstverständlich vorgekommen war. Es würde viel zu weit führen, alle Einwände zu besprechen; ich will nur einige wichtigere herausgreifen.

Das Dominieren der zweihäusigen über die einhäusige Tendenz.

Die Annahme, daß der getrenntgeschlechtige Zustand über den gemischtgeschlechtigen (zwittrigen oder einhäusigen) dominiere, scheint mir nichts Unklares zu enthalten. Der eine Zustand ist phylogenetisch aus dem andern hervorgegangen, dadurch, daß im Keimplasma eine

Änderung eintrat; der eine wie der andere muß bei der betreffenden Spezies erblich fixiert sein, genau wie die verschiedene Farbe der Frucht oder der verschiedene Bau der Narbe, und kann dann so gut wie diese Eigenschaften dominieren oder rezessiv sein.

Die gemischtgeschlechtige Tendenz der Keimzellen von Bryonia alba u. der gemischtgeschlechtigen Pflanzen überhaupt.

Ebensowenig scheint mir auch die Annahme einer Tendenz der Keimzellen zur Zwittrigkeit resp. Einhäusigkeit an Unklarheiten zu leiden. Die Zwittrigkeit ist nicht ein Bastardzustand zwischen dem männlichen und dem weiblichen Zustand, bei dem sich die beiden die Wage hielten; sie ist die phylogenetische Vorstufe, aus der sich erst später der männliche und der weibliche Zustand entwickelt haben, und damit die weibliche und die männliche Tendenz aus der zwittrigen (vergl. auch S. 6 u. 67). Wenn aber der getrenntgeschlechtige, männliche und weibliche Zustand des ganzen Organismus phylogenetisch jünger ist, als der (primär) gemischtgeschlechtige, kann dieser gemischtgeschlechtige Zustand nicht auf einer gleichzeitigen, mosaikähnlichen Entfaltung der beiden (ja noch gar nicht vorhandenen) getrenntgeschlechtigen Zustände beruhen, wie fast allgemein angenommen wird.

Es würde viel zu weit führen, wollte ich den phylogenetischen Gang der sexuellen Differenzierung in der Kormophyten-Reihe, an deren Endpunkt die Bryonien unter den übrigen Angiospermen stehen, genauer darlegen; nur einiges sei angedeutet, wobei ich den Wechsel von geschlechtlicher (haploider) und ungeschlechtlicher (diploider) Generation[1]) und die immer mehr sich ausprägende Verlegung des Schwerpunktes von der geschlechtlichen auf die ungeschlechtliche Generation als bekannt voraussetze. Auf der untersten Stufe (z. B. bei einem gewöhnlichen Farnkraut) fällt eine Entscheidung darüber, ob eine Zelle der geschlechtlichen Generation (des Prothallium) zu einem Antheridium oder einem Archegonium, also männlich oder weiblich werden soll; sonst ist die ganze geschlechtliche wie die ungeschlechtliche Generation zwittrig. Auf der nächsten Stufe [z. B. bei einem Schachtelhalm[2])]

---

[1]) Es ist vielleicht nicht für alle Leser überflüssig, zu bemerken, daß dieser Generationswechsel eigentlich nur den Namen gemein hat mit dem Generationswechsel der Quallen oder des Rhabdonema nigrovenosum, wo verschiedene diploide Individuen miteinander abwechseln. Er ist „antithetisch“, nicht „homolog“.

[2]) Ich weiß, daß die Prothallien der Schachtelhalme nicht rein getrenntgeschlechtig sind, habe dies Beispiel aber doch, z. B. statt Marchantia, gewählt,

entscheidet sich, ob aus der Spore ein Prothallium mit Antheridien oder eines mit Archegonien entsteht, also ob die ganze geschlechtliche Generation männlich oder weiblich werden soll; die ungeschlechtliche ist noch zwittrig. Auf der folgenden Stufe (z. B. bei einer Selaginella oder einer zwittrigen Blütenpflanze) handelt es sich schon bei der ungeschlechtlichen Generation darum, ob der Sporenbehälter nur männliche oder nur weibliche Sporen hervorbringen wird, resp. männlich oder weiblich werden soll, also auch ein um Stück der ungeschlechtlichen Generation, nicht bloß um die geschlechtliche. Auf der letzten Stufe endlich (bei den getrenntgeschlechtigen Blütenpflanzen) fällt die Entscheidung darüber, ob die ganze ungeschlechtliche Generation nur männliche oder nur weibliche Sporenbehälter bilden, also selbst ganz männlich oder weiblich werden soll. — Es ist ganz sicher, daß auf den verschiedenen Stufen die Entscheidung durch verschiedene Prozesse zustande kommt, daß z. B. der Vorgang, der bestimmt, ob eine Blüte resp. ein Blütenstand bei Bryonia alba männlich oder weiblich wird, anders ist als der, von dem es abhängt, ob ein Exemplar der Bryonia dioica männlich oder weiblich wird. Deshalb ist auch die Tendenz der Keimzellen der Bryonia alba anders als die der Keimzellen der B. dioica.

Beweis durch die Parthenogenesis (Apogamie)

Auch die Tatsache, daß bei der parthenogenetischen (apogamen) Vermehrung durch Eizellen und bei der Bildung von Adventivembryonen durch den Nuzellus die zwittrigen Pflanzen (Alchimilla, Wickströmia, Taraxacum, Hieracium einerseits, Hosta, Allium odorum, Citrus usw. anderseits) stets wieder zwittrige, nicht weibliche Nachkommen hervorbringen, hat einiges Gewicht, gerade weil hier keine Reduktionsteilung eintritt[1]). Über die Art der zu bildenden Keimzellen — Eizellen — ist spätestens dann entschieden, wenn das Fruchtblatt oder die Samenanlage als Höcker erkennbar wird. Wäre damit auch eine eingeschlechtige — weibliche — Tendenz bestimmt, so müßten die Zellen des Fruchtblattes oder der Samenanlage auch auf apogamem Wege weibliche Nachkommen geben

---

um die ersten drei Stufen aus demselben Verwandtschaftskreis, den Pteridophyten, geben zu können. Obgleich der Einfluß des Alters und der äußeren Bedingungen auf das Geschlecht der Schachtelhalmprothallien nicht zu leugnen ist, ist zweifellos doch auch schon ein innerer Unterschied der Sporen vorhanden.

[1]) Die Literatur ist kritisch behandelt bei H. Winkler, Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus Rei Botanicae, Bd. II Heft 3, 1908.

(wie es die entsprechenden Zellen einer weiblichen Pflanze bei apogamen getrenntgeschlechtigen Arten, z. B. Antennaria dioica und Elatostema, wirklich tun). Daß sie sich anders verhalten und zu zwittrigen Individuen werden, beweist, daß ihnen bei der Bestimmung, weibliche Keimzellen zu bilden, nicht auch weibliche Tendenz aufgeprägt wurde; sie sind nur nach dem physiologischen Verhalten beim Befruchtungsprozeß weiblich, der Erbanlage nach noch zwittrig, der männliche Anlagenkomplex ist nicht zugunsten des weiblichen unterdrückt (S. 16). So kritisch ich sonst, bei Arten mit Geschlechtertrennung, der Verwendung der Parthenogenese resp. Apogamie zur Beurteilung der Tendenz der Keimzellen gegenüberstehe, bei gemischtgeschlechtigen Arten scheint mir ihr Ergebnis wohl verwendbar zu sein.

Andere Erklärungsversuche.

Gibt man die gemischtgeschlechtige Tendenz der Keimzellen der Bryonia alba zu, so lassen sich meines Erachtens gegen die Schlüsse auf die Tendenzen der beiderlei Keimzellen der Bryonia dioica keinerlei Einwendungen machen. Anders, wenn man — was ich auch jetzt noch für unberechtigt halte — den Keimzellen der gemischtgeschlechtigen B. alba getrenntgeschlechtige Tendenzen zuschreiben will, wie sie die getrenntgeschlechtige B. dioica besitzt, ohne sich darum zu kümmern, wie das charakteristische Verhalten der gemischtgeschlechtigen Pflanzen aus den beiderlei Tendenzen zuwege kommt. Unter den Deutungsversuchen, die von dieser Annahme ausgehen, hat einer besondere Beachtung gefunden, der eigentlich durch seine Konsequenzen von vornherein als unmöglich zu erkennen gewesen wäre[1]).

Batesons Erklärungsversuch.

Danach würde das Bryonia dioica-Weibchen (nicht das Männchen!) heterogametisch, resp. heterozygotisch sein, und die weibliche Tendenz also über die männliche dominieren (nicht umgekehrt die männliche über die weibliche). Das Weibchen brächte infolgedessen zweierlei Eizellen hervor, solche mit und solche ohne den „weiblichen“ Faktor, der männlich zu weiblich machen soll, während das Männchen nur einerlei Keimzellen ohne diesen weiblichen Faktor, also mit männlicher Tendenz, hervorbrächte. Auch Bryonia alba soll zweierlei Eizellen, solche mit und solche ohne den weiblichen Faktor, hervorbringen, ihre

[1]) Bateson, W., Mendels Principles of Heredity, 1909, p. 168.

männlichen Keimzellen aber sollen alle den weiblichen Faktor (also weibliche Tendenz!) besitzen. Dann kann man das Verhalten der Bastarde und das der Bryonia dioica recht gut erklären, nur das der Bryonia alba bei Selbstbestäubung nicht: statt lauter gemischtgeschlechtigen Pflanzen müßten lauter weibliche (Homozygoten und Heterozygoten) auftreten oder (wenn bei B. alba „männlich“ von „weiblich“ nicht unterdrückt wird, sondern beide zusammen gemischtgeschlechtig geben würden) zur Hälfte gemischtgeschlechtige, zur Hälfte weibliche Pflanzen:

Bryonia alba (mw)

	weibl. Keimz.		männl. Keimz.					Resultat
je $1/2$	m	+	w	=	je $1/2$	mw	=	gemischtgeschl.
	w	+	w	=		ww	=	weiblich

wenn w die weibliche, m die männliche Tendenz bedeutet.

Auf die innere Unwahrscheinlichkeit, daß die männlichen Keimzellen bei Bryonia alba alle die weibliche Tendenz haben, wenn sie bei B. dioica sämtlich die männliche besitzen sollen, sei nur hingewiesen.

R. Hertwigs Erklärungsversuch.

Es ist auch (von R. Hertwig und Demoll[1]) versucht worden, die Ergebnisse der Bryonia-Experimente mit Hilfe jener Erfahrungen zu erklären, die man neuerdings im Tierreich beim zytologischen Studium der Zwitter gemacht hat, ohne unsere Annahme, daß die Keimzellen der gemischtgeschlechtigen Bryonia alba gemischtgeschlechtige Tendenz hätten. Wir haben jedoch nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür, daß bei den pflanzlichen Zwittern die Hälfte der männlichen Keimzellen nicht zur Befruchtung kommt; daß sie, wie die der Rhabdonema-Männchen von vornherein degenerieren, ist ganz ausgeschlossen. Außerdem dürfte ein Schluß von der abgeleiteten Gemischtgeschlechtigkeit der Tiere auf die primäre unserer B. alba an und für sich Bedenken erregen.

---

[1]) Hertwig, R., Biolog. Centralbl. Bd. XXXII, 1912, S. 111. — Demoll, R., Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Zoolog. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. Bd. XXXIII, Heft 1, 1912, S. 57.

Nolls und Strasburgers Hypothese der Geschlechtsbestimmung.

Schließlich sei auch noch der Ansicht gedacht, die sich Noll[1]) und Strasburger[2]) über die Geschlechtsbestimmung gebildet haben, und ihrer Anwendung auf die Bryonia-Versuche. Beide nehmen zwar ebenfalls für sämtliche Keimzellen des weiblichen Geschlechtes weibliche Tendenz an, schreiben aber auch allen Keimzellen des männlichen Geschlechtes männliche Tendenz zu; bei der einen Hälfte soll sie jedoch schwächer, als die weibliche Tendenz der Eizellen sein, bei der anderen Hälfte stärker. Eizellen, die von einer männlichen Keimzelle ersterer Art befruchtet würden, gäben Weibchen; bei der Befruchtung durch eine Keimzelle der andern Art entstünden Männchen. Wir hätten also drei Stufen in der Stärke der Tendenzen: die weibliche (w II) von mittlerer Stärke, die männliche teils schwächer (m III), teils noch stärker (m I). Es wäre m I > w II > m III, und es gäbe:

Eizelle		Männl. Keimz.	Resultat	
w II	+	m I	w II m I	= männlich, weil w I > w II
w II	+	m III	w II m III	= weiblich, weil w II > m III

Beide Geschlechter wären also homogametisch (und heterozygot). Die stärkere Tendenz nennt Strasburger opprimierend, die schwächere opprimiert. Die Theorie läßt sich natürlich auch so modifizieren, daß die Tendenz der männlichen Keimzellen als gleich und mittelstark angenommen wird, die der Eizellen in der Hälfte stärker, in der Hälfte schwächer. — Die zweierlei Keimzellen des einen Geschlechtes könnten hier natürlich nicht durch „Spalten" vorhandener Tendenzen entstehen, sondern der Unterschied in der Stärke der Tendenz müßte bei der Keimzellbildung stets wieder neu hergestellt werden. — Die Theorie ist zuerst von Noll (auf Grund von Versuchen, die durchaus nicht zu diesem Schluß berechtigen) ausgesprochen und dann von Strasburger weiter ausgebaut worden.

Vorzüge

Diese Theorie hat zwei entschiedene Vorzüge: Erstens nimmt sie beim heterogametischen Geschlecht nur einen Unterschied in der Stärke der Tendenz an, nicht einen in der Art der Tendenz, so daß jedes Geschlecht nur Keimzellen von der ihm

---

[1]) Noll, F., Versuche über die Geschlechtsbestimmung bei diözischen Pflanzen. Sitzber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn, Jahrg 1907.

[2]) Strasburger, E., Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Jena, 1909, und Die geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. 48, 1910.

eigenen Tendenz hervorzubringen braucht. Und dazu stimmt ja auch das Ergebnis der Versuche mit manchen fast rein getrenntgeschlechtigen Pflanzen (S. 24), das sich nicht recht mit der Annahme von Keimzellen von zweierlei Art beim einen Geschlecht vereinigen läßt. Zweitens wären die beiden Geschlechter ihrem inneren Wesen nach viel weitergehend gleich, als wenn sie zwar die gleichen Anlagenkomplexe für die primären und sekundären Geschlechtsmerkmale enthielten, verschiedene „Geschlechtsbestimmer“ (S. 42) aber entscheiden müßten, welcher Komplex zum Vorschein kommt. Völlig ausgeglichen ist der Unterschied in der Anlagengarnitur der Männchen und Weibchen aber auch bei Noll und Strasburger nicht, denn nach ihnen geht der eine Anlagenkomplex in das eine Geschlecht in geschwächtem, in das andere in verstärktem Zustand über.

und Nachteile dieser Anschauung.

Diesen Vorzügen stehen aber auch schwerwiegende Nachteile gegenüber. Zunächst kennen wir keinen einzigen sicheren Fall, daß dieselbe Eigenschaft (hier die männliche Tendenz) einer zweiten Eigenschaft (hier der weiblichen Tendenz) gegenüber bald dominiert (wenn sie „opprimierend“ ist), bald rezessiv ist (wenn sie „opprimiert“ ist). Es fehlt ferner der Anschluß an das Spaltungsgesetz und damit jede Möglichkeit, erstens das Auftreten der zweierlei Keimzellen mit der opprimierten und opprimierenden Tendenz in annähernd gleicher Zahl zu erklären, und zweitens, verständlich zu machen, warum das eine Geschlecht sich hinsichtlich der Keimzellbildung verschieden vom andern verhält, obwohl auch Strasburger die Unterschiede in der Stärke der Tendenz bei den beiderlei Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes während der Reduktionsteilung entstehen lassen muß. Endlich fehlt die Möglichkeit, die geschlechtsbegrenzte Vererbung überhaupt oder doch so einfach zu erklären, wie bei dem Anschluß an die Mendelschen Gesetze.

Ihre Anwendung auf die Bryonia-versuche.

Trifft unsere Annahme einer gemischtgeschlechtigen Tendenz in allen Keimzellen der Bryonia alba und also auch in ihren Eizellen zu, so läßt sich auch der Ausfall des Bastardierungsversuches zwischen B. alba ☿ und dioica ♂ vom Standpunkt Nolls und Strasburgers aus nicht verstehen. Die Hälfte der Bastarde könnte zwar auch männlich sein (die, bei deren Bildung die opprimierende männliche Tendenz der dioica-Pollenkörner mitgewirkt), die andere Hälfte aber hätte einhäusig oder ebenfalls männlich sein müssen, je nach

dem Stärkeverhältnis zwischen der einhäusigen Tendenz der alba-Eizellen und der opprimiert-männlichen Tendenz der dioica-Pollenkörner. Strasburger läßt deshalb auch die Eizellen der B. alba weibliche, die Pollenkörner männliche Tendenz haben und die Einhäusigkeit als Mosaik zustande kommen. Dann kann man in der Tat alle Versuchsergebnisse erklären, sobald man die Tendenzen der verschiedenen Keimzellen in folgende Stufenleiter bringt:

$$dm_1 > dw = am = aw > dm_2$$

wobei dm_1 und dm_2 die beiderlei Keimzellen des B. dioica-Männchens, dw die Keimzellen des dioica-Weibchens, am die männlichen und aw die weiblichen Keimzellen der B. alba bezeichnet.

Andere Versuche, die sich in genau derselben Richtung bewegten, wie die Bryonia-Bastardierungen, haben bis jetzt kein oder nur ein sehr spärliches Material gegeben, jedoch keine Widersprüche; einer wird noch erwähnt werden (S. 55). Etwas abweichende, sehr interessante Experimente hat H. Shull[1]) angestellt. Er fand bei der Wiesenlichtnelke, Melandrium, unter sehr vielen rein männlichen und rein weiblichen Exemplaren auch einige zwittrige, die er in den verschiedenen möglichen Weisen mit den eingeschlechtigen männlichen und weiblichen verband. Wenn er dabei z. T. Resultate erhielt, die von den mit Bryonia erhaltenen abwichen, so ist das durchaus verständlich; eine völlige Übereinstimmung wäre ganz unbegreiflich gewesen. Denn Shulls gemischtgeschlechtige Melandrium-Stöcke gaben bei Selbstbestäubung sowohl gemischtgeschlechtige als weibliche, nicht ausschließlich gemischtgeschlechtige Nachkommen, wie es eine echte gemischtgeschlechtige Pflanze, also auch die Bryonia alba, immer tut. Die Keimzellen der Melandrium-Zwitter konnten deshalb auch bei der Vereinigung mit den Keimzellen der getrenntgeschlechtigen Melandrium-Pflanzen gar nicht so reagieren, wie die der Bryonia alba mit den Keimzellen der Bryonia dioica. Das verschiedene Verhalten kommt wohl sicher daher, daß die Gemischtgeschlechtigkeit bei Melandrium nicht primär, wie bei Bryonia alba, sondern sekundär, wieder erworben, ist. Shull selbst leitet seine Zwitter von Männchen ab.

Shulls Versuche mit Melandriumzwittern.

[1]) Shull, G. H. Reversible sex mutants in Lychnis dioica (Botan. Gaz. Vol. 52. 1911) und The inheritance of sex in Lychnis (ibid. Vol. 49, 1910).

Der Unterschied wird besonders deutlich, wenn man Shulls Ergebnisse mit dem Resultat eines Versuches vergleicht, bei dem ich Melandrium album-Weibchen mit dem Pollen der zwittrigen Silene viscosa bestäubt und nur Weibchen erhalten hatte[1]) (mit einer Neigung zur Zwittrigkeit, die sich in einer stärkeren Ausbildung der Staubgefäßrudimente äußerte), während Shull, wenn er die Melandrium-Weibchen

Melandrium album ♀ + Silene viscosa ☿

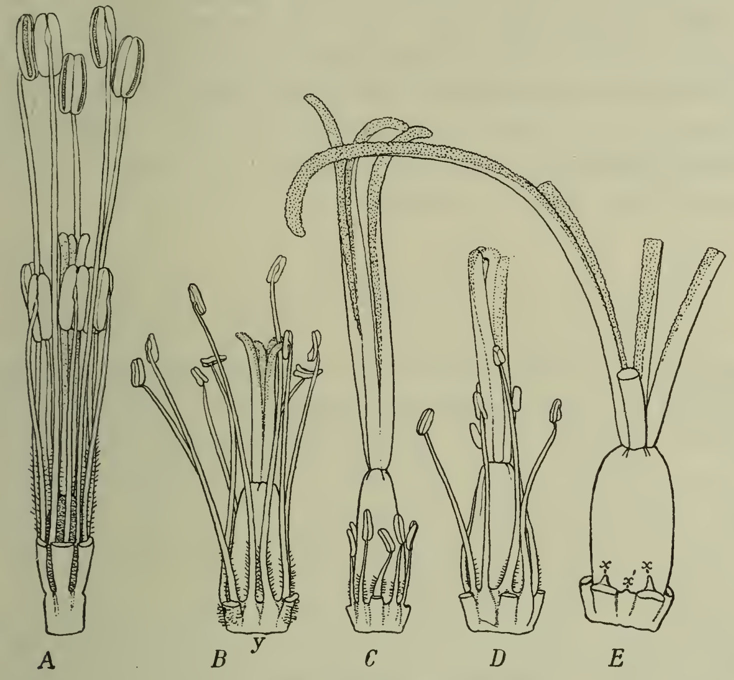


Fig. 7. Staubgefäße und Stempel:
A der Silene viscosa, E eines Weibchens von Melandrium album; B, C, D von verschiedenen Exemplaren des Bastardes Melandrium album + Silene viscosa. Die Blumenblätter sind bis auf kurze Stummeln weggeschnitten, die Stempel in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien, auch bei C haben die Griffel noch nicht ihre volle Entwicklung erreicht, bei E sind sie, bis auf einen, abgeschnitten. Bei A ist der Fruchtknoten punktiert, um ihn zwischen den Staubfäden hervortreten zu lassen, bei B fehlt über y ein Blumenblatt und das zugehörige Staubgefäß. (3 ×).

mit Pollen der („genetischen") Zwitter derselben Art befruchtete, etwa zur Hälfte weibliche, zur Hälfte zwittrige Nachkommen erhielt. Mein Versuch entsprach in seinen Bedingungen und seinem Ausfall genau dem Bastard Bryonia dioica ♀ + B. alba ♂[2]).

[1]) Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, S. 32.

[2]) Da E. Baur kürzlich (nach brieflicher Mitteilung) einen Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung bei Melandrium entdeckt hat, dürfen wir hoffen, auch

Man kann die Tragweite der Bastardierungsversuche kaum durch den Hinweis abschwächen, daß es sich um Artbastarde, ja sogar um Gattungsbastarde handle. Die Tendenz der Keimzellen, z. B. der Eizellen der Bryonia dioica, wird doch dadurch nicht geändert, ob ich sie von männlichen Keimzellen der B. dioica oder der B. alba befruchten lasse. Erhalte ich im einen Fall ein anderes Resultat als im andern, so kann nur eine Verschiedenheit in der Tendenz zwischen den männlichen Keimzellen der B. dioica und alba daran schuld sein, und diese Verschiedenheit ist von vornherein da, zu was für einer Bestäubung ich auch die Pollenkörner verwende, aus denen die männlichen Keimzellen hervorgehen. Abgesehen davon stellt sich immer sicherer heraus, daß kein prinzipieller Unterschied zwischen Bastarden von näher- und von fernerstehenden Sippen vorhanden ist.

Versuche über geschlechtsbegrenzte Vererbung. Gehen wir nun zu den Versuchen über, bei denen die Vererbungserscheinungen solcher Merkmale verfolgt wurden, die in engem Zusammenhang mit einem bestimmten Geschlecht vererbt werden. Es handelt sich dabei zuweilen um Merkmale, die kaum mehr als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnet werden können. Man spricht dann von geschlechtsbegrenzter Vererbung.

Die Bastarde zwischen der Dorset- und Suffolk-Schafrasse. Zunächst sei ein relativ einfaches Beispiel[1]) für die Art des Zusammenhanges zwischen Geschlecht und solchen Merkmalen vorgeführt. Unter den Schafrassen gibt es eine Dorset-Rasse, bei der sowohl der Widder als das Schaf Hörner trägt; bei der Suffolk-Rasse hat weder der Widder noch das Schaf Hörner. Bastardiert man die beiden Rassen, so erhält man gehörnte Männchen und ungehörnte Weibchen; die Männchen erhalten also das Merkmal der Dorset-Rasse, die Weibchen das der Suffolk-Rasse. Die Nachkommen dieser Bastarde, untereinander erzeugt, bestehen aus viererlei Tieren: auf drei ge-

---

auf diesem Wege über die Tendenz der Keimzellen bei diesen getrenntgeschlechtigen Pflanzen unterrichtet zu werden.

[1]) Die Beobachtungen rühren von T. B. Wood her (Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agric. Science, Vol. III. 1906), die Deutung von W. Bateson, Mendels Principles of Heredity, 1909, p. 169.

hörnte Männchen kommt ein ungehörntes, und auf ein gehörntes Weibchen kommen drei ungehörnte. All diese Tatsachen erklären sich, wie ich gleich zeigen will, nach den Mendelschen Vererbungsgesetzen ganz einfach, wenn wir annehmen dürfen, daß die Entfaltungsstärke des Merkmals mit dem Geschlecht im Zusammenhang steht und zwar so, daß beim Widder die Behornung, beim Schaf die Hornlosigkeit dominiert.

Bezeichnen wir mit H die Anlage für die Ausbildung der Hörner, mit h die Anlage für das Fehlen der Hörner (oder das Fehlen dieser Anlage) und durch fetten Druck die dominierende Anlage, wenn die zweierlei bei der Befruchtung zusammentreffen, so haben wir:

Eltern	Dorsetrasse HH		Suffolkrasse hh	
Keimzellen	H	H	h	h
1. Generation des Bastardes	**H**h ♂		H**h** ♀	
Keimzellen des Bastardes	H	h	H	h

2. Generation des Bastardes HH ♂ + HH ♀ + 2 **H**h ♂ + 2 H**h** ♀ + hh ♂ + hh ♀

respektive { ♂ HH + 2 **H**h + hh
respektive { ♀ HH + 2 H**h** + hh

HH und **H**h sind gehörnt, H**h** und hh hornlos.

Man kann (zugunsten der sog. Presence- und Absence-Hypothose) auch so formulieren: beim Widder genügt schon eine Anlage für die Hornbildung, damit das Tier auch wirklich Hörner ausbildet, beim Schaf muß diese Anlage zweimal vorhanden sein, wenn es zur Hornbildung kommen soll; einmal vorhanden, genügt sie nicht dafür (Bateson)[1].

Geschlechts-Dimorphismus u. -Trimorphismus.

Es gibt nun eine ganze Anzahl Tiere, bei denen die Weibchen, selten die Männchen, in verschiedenen Formen vorkommen, meist in zwei, zuweilen auch in drei; sie sind dimorph, respektive trimorph. Besonders häufig ist das

---

[1]) Untersuchungen neuesten Datums (von Davenport, Science, N. S. Vol. XXXV. 1912. p. 375) lassen vermuten, daß die Verhältnisse komplizierter liegen und der (von Bateson herrührende) Erklärungsversuch dieser Experimente Woods modifiziert werden muß.

bei Schmetterlingen der Fall. So gehören zu dem einförmigen Männchen des exotischen Papilio Memnon dreierlei Weibchen, die in Form und Farbe ganz auffällig untereinander und vom Männchen verschieden sind, und deren Vererbungserscheinungen de Meijere auf die Mendelschen Gesetze zurückführen konnte[2]).

Der Fall des Stachelbeerspanners. Doncasters Versuche.

Ein derartiger Fall ist beim Stachelbeerspanner, Abraxas grossulariata, von Doncaster[3]) (und Raynor) zuerst und besonders genau untersucht worden und soll uns deshalb etwas eingehender beschäftigen. Die Männchen sind hier alle gleich; die Weibchen haben zumeist auch dieselbe Färbung wie die Männchen, zuweilen aber ein viel helleres Kleid. Diese blassen Weibchen bilden die Varietät „lacticolor". Stellen wir zunächst die ermittelten Tatsachen zusammen.



Fig. 8.
Abraxas grossulariata (a) und seine Varietät lacticolor (b). Die schraffierten Stellen der Vorderflügel sind gelblich gefärbt. (Nach Baur.)

1. Das lacticolor-Weibchen gibt mit dem typischen Männchen Nachkommen, Bastarde, F_1, die alle typisch gefärbt und natürlich zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich sind.

2. Ihre durch Inzucht entstandene Nachkommenschaft, F_2, besteht aus lauter typischen Männchen und aus Weibchen, von denen die Hälfte typisch gefärbt, die Hälfte lacticolor ist.

3. Verbindet man dagegen Männchen dieser Bastarde, F_1, wieder mit lacticolor-Weibchen, so erhält man viererlei Tiere, Männchen und Weibchen, von denen beiden jedesmal etwa die eine

[2]) Zuletzt in einem kritischen Aufsatz „Über getrennte Vererbung der Geschlechter" im Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie, Bd. 8, 1911, 5. u. 6. Heft.

[3]) Doncaster, L. On sex-inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its var. lacticolor, (Rep. Evol. Comm. Roy. Soc. 1908. Rep. IV. p. 53.) Früher schon (mit Raynor) Proc. Zool. Soc. 1906. Vol. I. p. 125.

Hälfte die typische Farbe hat, während die andere Hälfte lacticolor ist. Jetzt sind also auch lacticolor-Männchen vorhanden.

4. Diese neuen lacticolor-Männchen geben aber mit den Weibchen der ersten Bastardgeneration, F_1, nur typische Männchen und nur lacticolor-Weibchen.

5. Endlich geben diese neuen lacticolor-Männchen mit den lacticolor-Weibchen nur Nachkommen, die lacticolor sind, zur Hälfte Männchen, zur Hälfte Weibchen.

Die Schlüsse aus den Ergebnissen.

Aus diesen Tatsachen hat man geschlossen, daß die Abraxas-Weibchen heterogametisch sind und Eier teils mit männlicher, teils mit weiblicher Tendenz hervorbringen, während die Männchen nur einerlei Spermatozoen mit männlicher Tendenz produzieren, also homogametisch sind. Der Stachelbeerspanner verhielte sich also gerade umgekehrt wie die früher geschilderte Zaunrübe, denn hier entstünden die Weibchen gewissermaßen als Bastarde, bei der Vereinigung von Keimzellen mit verschiedener Tendenz, wobei die weibliche Tendenz dominierte, und sie könnten durch Spalten bei der Keimzellbildung wieder die zweierlei Eier hervorbringen.

Die Erklärung der Ergebnisse.

Wir wollen nun versuchen, zu zeigen, wie sich die beobachteten Tatsachen durch die eben gemachten Annahmen glatt erklären lassen, man also auch umgekehrt aus den Tatsachen auf die Berechtigung unserer Annahmen schließen kann.

Vorläufig nennen wir in den Keimzellen die weibliche Tendenz F und die männliche f und nehmen an, daß F über f dominiere. Dann hätte das Männchen die „Erbformel" ff (weil sich ja zu seiner Bildung, wie zur Bildung des Weibchens, zwei Keimzellen vereinigt haben) und bildete wieder lauter Keimzellen mit der Tendenz f; das Weibchen dagegen hätte die „Erbformel" Ff und brächte zur Hälfte Keimzellen mit der Tendenz F und zur Hälfte solche mit der Tendenz f hervor.

Dann müssen wir noch die Anlagen für die verschiedene Färbung der typischen und der lacticolor-Exemplare bezeichnen. Die Anlage, durch die die typische Färbung bedingt wird, nennen wir G und die Anlage für die lacticolor-Färbung g und lassen G über g dominieren, so daß, wenn in der Erbformel eines Abraxas-Individuum auch nur einmal G vorkommt, dieses Individuum stets das typische Schuppenkleid trägt.

Endlich nehmen wir an, daß bei der Neukombination der Anlagen, dem Spalten bei der Keimzellbildung, B und G nie in

dieselbe Keimzelle gelangen können. Man kann sich vorstellen, daß sie sich „abstoßen", oder daß F stets mit g und G stets mit f untrennbar verbunden, „verkoppelt" ist, so daß also stets Fg und Gf zusammen vererbt werden, etwa, weil sie im selben Chromosom stecken. Wir nehmen eine solche Verkoppelung an; das Verhalten ist dann leicht zu überblicken.

Das typische grossulariata-Weibchen hätte die Erbformel FgfG (kann auch FfGg geschrieben werden) und wäre entstanden aus den Keimzellen Fg und fG, das typische grossulariata-Männchen die Formel fGfG (ffGG), entstanden aus den Keimzellen fG und fG, das lacticolor-Weibchen endlich die Formel Fgfg (Ffgg), entstanden aus den Keimzellen Fg und fg.

Die fünf Versuche lassen sich nun in folgender Weise erklären:

Versuch 1. Das lacticolor-Weibchen Fgfg mit seinen Keimzellen Fg und fg gibt mit dem typica-Männchen fGfG mit lauter fG-Keimzellen in der Hälfte der Fälle Individuen von der Formel FgfG, also typica-Weibchen (weil F weiblich über f männlich dominiert, und die grossulariata-Farbe G über die lacticolor-Farbe g), in der Hälfte der Fälle Individuen von der Formel fGfg (also typica-Männchen, weil die dominierende Anlage für weiblich fehlt und die grossulariata-Farbe G über die lacticolor-Farbe g dominiert.) Während diese typica-Weibchen, wie wir noch sehen werden, genau den auch im Freien vorkommenden entsprechen, enthalten die neuen typica-Männchen, ungleich dem zum Versuch benutzten, nun die Anlage g für die lacticolor-Farbe in entfaltbarem Zustand, obschon ihre Anwesenheit äußerlich nicht erkennbar ist.

I. Fg (♀) + fG (♂), Anlagen FgfG, also typica-Weibchen, Bastard hinsichtlich des Geschlechtes und der Färbung.

II. fg + fG, Anlagen fGfg, also typica-Männchen, Bastard nur hinsichtlich der Färbung.

Versuch 2. Kreuzt man diese Bastardindividuen, die Weibchen mit der Formel FgfG und den Keimzellen Fg und fG und die Männchen mit der Formel fGfg und den Keimzellen fG und fg, untereinander, so sind 4 Kombinationen der Keimzellen gleich gut möglich und deshalb gleich häufig:

I. Fg (♀) + fg (♂), Anlagen Fgfg, also lacticolor-Weibchen, weil F über f dominiert und die typica-An-

lage G ganz fehlt. Bastard hinsichtlich des Geschlechtes.

II. Fg + fG, Anlagen FgfG, also typica-Weibchen, weil F und G vorhanden sind. Bastard hinsichtlich des Geschlechtes und der Färbung.

III. fG + fg, Anlagen fGfg, also typica-Männchen, weil F fehlt und G dominiert. Bastard hinsichtlich der Färbung.

IV. fG + fG, Anlagen fGfG, also typica-Männchen, weil F fehlt und G vorhanden ist. Konstant.

Die Nachkommenschaft der Bastarde besteht also aus lauter typischen Männchen und aus Weibchen, von denen die Hälfte typisch gefärbt, die Hälfte lacticolor ist.

Das Ergebnis dieser beiden ersten Versuche verträgt sich noch mit beiden Annahmen, mit der, daß das Weibchen, und mit der, daß das Männchen heterogametisch sei. Denn folgen wir der letzteren Annahme, geben dem lacticolor-Weibchen die Erbformel FFmmgg, seinen Keimzellen allen Fmg, dem typica-(grossulariata-)Männchen die Erbformel FFMmGG, seinen Keimzellen teils FMG, teils FmG (wobei die Buchstaben natürlich im gleichen Sinne wie oben gebraucht sind) und lassen das F, das stets wieder kehrt, der Einfachheit halber weg (wie wir oben M weggelassen haben), so ist das Ergebnis von Versuch 1 teils mg + MG = MmGg = typica-Männchen, Keimzellen Mg und mg, teils mg + mG = mmGg = typica-Weibchen, Keimzellen mG und mg. Versuch 2 gibt dann: I. MG + mG = MmGG = typica-Männchen, II. MG + mg = MmGg = typica-Männchen, III. mg + mG = mmGg = typica-Weibchen, VI. mg + mg = mmgg = lacticolor-Weibchen. Erst der dritte Versuch bringt die Entscheidung zwischen den beiden Annahmen und zeigt, daß das Weibchen heterogametisch sein muß.

Versuch 3. Kreuzt man nämlich ein typisches Männchen der ersten Bastardgeneration (also aus Versuch 1) mit der Erbformel fGfg und den Keimzellen fG und fg mit einem lacticolor-Weibchen mit der Erbformel Fgfg und den Keimzellen Fg und fg, so gibt es wieder 4 Kombinationen der Keimzellen, die gleich gut möglich und gleich häufig sind:

I. fG (♀) + Fg (♂), Anlagen FgfG, also typica-Weibchen, wie in Versuch 2, II.

II. fG + fg, Anlagen fGfg, also typica-Männchen, wie in Versuch 2, III.

III. fg + Fg, Anlagen Fgfg, also lacticolor-Weibchen, wie in Versuch 2, I.

IV. fg + fg, Anlagen fgfg, also lacticolor-Männchen, weil F und G fehlen. Konstant.

Wir erhalten also gleichviel Männchen und Weibchen, von denen beiden jedesmal etwa die Hälfte die typische Farbe hat, während die andere Hälfte lacticolor ist.

Würde das Männchen heterogametisch sein, so würden bei der Verbindung des Bastardmännchens aus Versuch 1 (Erbformel MmGg, Keimzellen MG und mg) mit dem lacticolor-Weibchen (Erbformel mmgg, Keimzellen alle mg) nur zweierlei Nachkommen hervorgehen können: typica-Männchen (mit der Formel MmGg) und lacticolor-Weibchen (mit der Formel mmgg).

Versuch 4. Verbindet man ein solches in Versuch 3 entstandenes lacticolor-Männchen von der Erbformel fgfg und also mit lauter fg Keimzellen mit einem typica-Weibchen aus der 1. Bastardgeneration (Versuch 1), das die Erbformel FgfG hat und zweierlei Keimzellen, Fg und fG, bildet, so sind nur 2 Kombinationen der Keimzellen möglich, beide gleich gut und deshalb gleich häufig:

♀ ♂
I. fg + Fg, Anlagen Fgfg, also lacticolor-Weibchen, wie bei Versuch 2, I.

II. fg + fG, Anlagen fGfg, also typica-Männchen, wie bei Versuch 2, III.

Die neuen lacticolor-Männchen geben also mit den typischen Weibchen der 1. Bastardgeneration nur typische Männchen und lacticolor-Weibchen.

Versuch 5. Läßt man dagegen eines der in Versuch 3 entstandenen lacticolor-Männchen von der Formel fgfg und mit lauter fg-Keimzellen ein lacticolor-Weibchen von der Formel Fgfg und mit den Keimzellen Fg und fg befruchten, so erhält man nur lacticolor-Individuen, Männchen und Weibchen, weil G in allen Keimzellen fehlt. Die zwei möglichen Kombinationen mit ihrem Ergebnis sind:

♀ ♂
I. fg + Fg, Anlagen Fgfg, also lacticolor-Weibchen, wie bei Versuch 2, I.

II. fg + fg, Anlagen fgfg, also *lacticolor*-Männchen, wie bei Versuch 3, IV.

Die Fig. 9 S. 64 mag zur Rekapitulation des Gesagten dienen.

Es fällt wohl auf, daß wir dem *typica*-Weibchen die Erbformel FgfG geben müssen, es also nicht nur hinsichtlich des Geschlechtes, sondern auch hinsichtlich der Farbe ein Bastard ist, weil es neben G (= der Anlage für die *grossulariata*-Färbung) noch g (= der Anlage für die *lacticolor*-Färbung) enthält. Es folgt das aber aus unserer Annahme, daß F und G nicht in derselben Keimzelle zusammen kommen können, und damit stimmt auch, daß man bis jetzt im Freien noch kein *grossulariata*-Weibchen gefunden hat, dessen Verhalten bei der Zucht nicht der Formel FgfG entsprochen hätte, das also mit einem *lacticolor*-Männchen (aus Versuch 3) nicht dieselbe Nachkommenschaft wie Versuch 4 gegeben hätte.

Anwendung der Presence- und Absence-Hypothese.

Ehe wir zu anderen Versuchen übergehen, wollen wir kurz noch eine modernere Formulierung der Ergebnisse, die auf die sog. *Presence- und Absence-Hypothese* Rücksicht nimmt, andeuten. Nach dieser Hypothese stellt man sich vor, daß F die *Anwesenheit* einer Anlage bedeute, die aus Männlich Weiblich mache, f das *Fehlen* dieser Anlage. Wenn man die Anlage, die Männlich bedingt, mit M bezeichnet, so müßte also die Erbformel für das Männchen eigentlich MMff, die für das Weibchen MMFf geschrieben werden; man kann der Einfachheit halber das MM, das in beiden Formeln wiederkehrt, weglassen. Es bezeichnet dann ferner G eine Anlage, die *lacticolor* zur *typica* macht, und g bedeutet ihr Fehlen, so daß dann die *lacticolor*-Anlage L zum Vorschein kommen kann. In die Erbformel der *typica* und der *lacticolor* müßten also eigentlich auch die Anlagen LL geschrieben werden; wir lassen sie der Einfachheit halber ebenfalls weg. Um endlich die Verkoppelung von F mit g (*lacticolor*) und von G mit F (männlich) zu erklären, kann man annehmen, daß F und G mit irgend einer Anlage „A" für eine mendelnde Eigenschaft verkoppelt sind, die beiden Varietäten (*typica* und *lacticolor*) gemeinsam ist, F mit dem A^l von *lacticolor*, G mit dem A^t von *typica*. Denn g und F selbst drücken nach der Hypothese ja bloß das Fehlen einer Anlage; aus mit ihnen selbst kann nichts verkoppelt sein.

Wir geben also dem *typica*-Weibchen die Formel $\underbrace{FA^l}\underbrace{GA^t}$, dem *typica*-Männchen die Formel $\underbrace{GA^t}\underbrace{GA^t}$ und dem *lacticolor*-Weib-

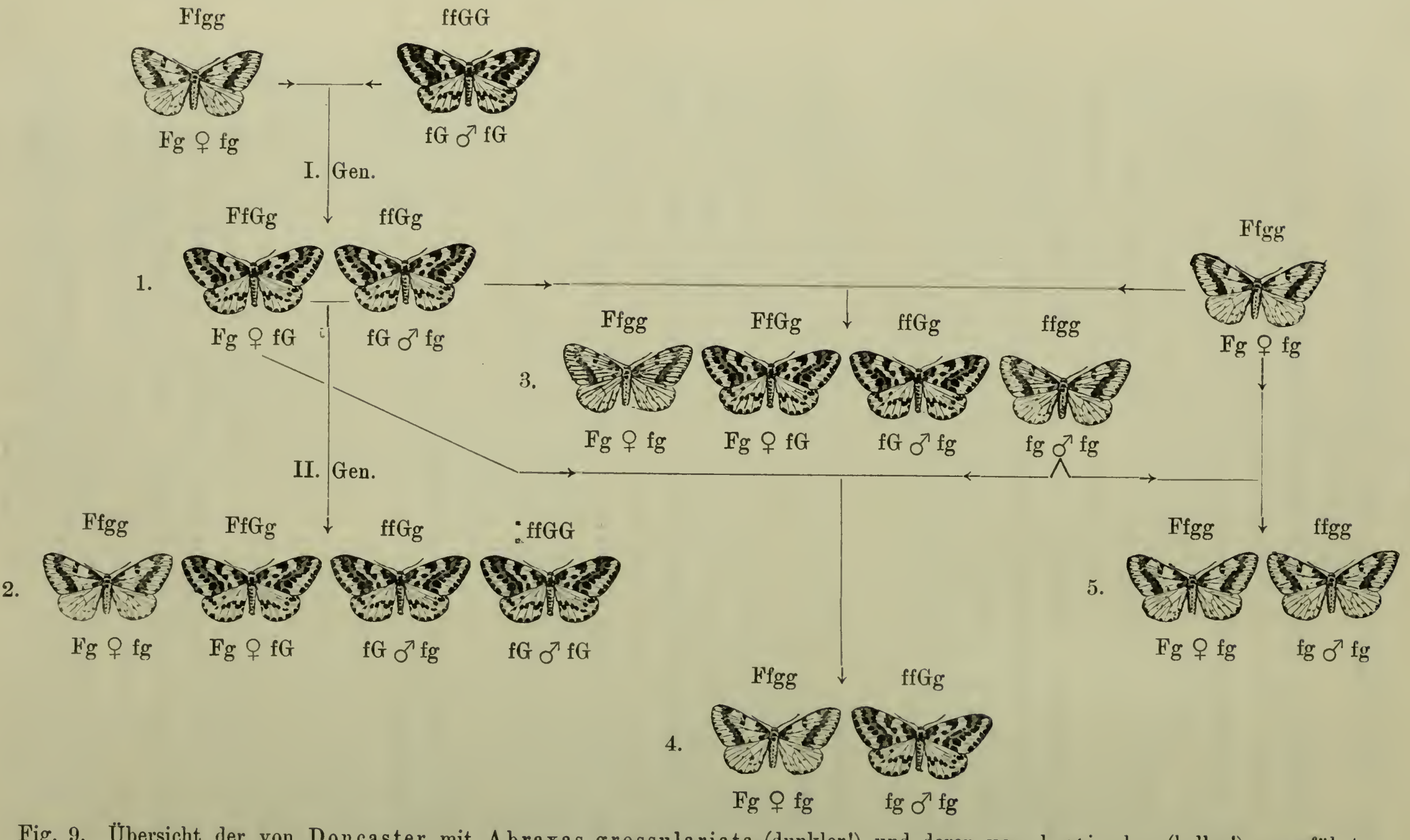


Fig. 9. Übersicht der von Doncaster mit Abraxas grossulariata (dunkler!) und deren var. lacticolor (heller!) ausgeführten Versuche (vergl. Fig. 8 u. S. 58—65).

Die Versuche sind in der Reihenfolge (1—5) numeriert, wie sie im Text besprochen sind; über jedem Schmetterling steht seine Erbformel, unter ihm, rechts und links vom Geschlechtszeichen, die Formel seiner Keimzellen. Linien verbinden die Eltern untereinander und mit den Nachkommen.

chen die Formel $\underbrace{FA^l}\underbrace{A^l}$. Wenn im ersten Fall A^l und A^t bei der Keimzellbildung gespalten werden, geht F mit A^l und G mit A^t; ebenso bleibt G und F im zweiten und dritten Fall jedesmal bei seinem A^t oder A^l, wenn bei der Keimzellbildung auch hier das eine A in die eine, das andere A in die andere Keimzelle wandert:

typica-Weibchen: $FA^l GA^t$, Keimzellen: FA^l und GA^t,
typica-Männchen: $GA^t GA^t$, Keimzellen: Alle GA^t,
lacticolor-Weibchen: $FA^l A^l$, Keimzellen: FA^l und A^l.

Wer will, kann damit die vorhergehende Erklärung der fünf Versuche Doncasters leicht umformeln.

Weitere Versuche über geschlechtsbegrenzte Vererbung.

Zu dem gleichen Schluß hinsichtlich der doppelten Natur der Eizellen haben Versuche mit Hühnern und Kanarienvögeln (von Bateson, Punnet, Miß Durham, Davenport, Hagedoorn, Morgan, Pearl u. a.) geführt, während Morgan für die Taufliege Drosophila ein Verhalten annimmt, wie wir es bei Bryonia gefunden haben: einerlei Eier und zweierlei Spermatozoiden[1]). Ich muß mir aber versagen, hierauf näher einzugehen; die Auswahl fällt zu schwer und der Abraxas-Fall wird genügen, um zu zeigen, worauf es ankommt. Es sei nur noch auf eine Arbeit Morgans besonders aufmerksam gemacht[2]).

Auch für den Menschen sind Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung bekannt (Haemophilie, Farbenblindheit), die sich zum Teil sehr elegant mit unseren Annahmen erklären lassen; einen davon wird Goldschmidt kurz besprechen (S. 128). Nur soviel sei bemerkt, daß die Beobachtungen zu der Annahme passen, das männliche Geschlecht sei das heterogametische, wie bei Bryonia und Drosophila.

R. Goldschmidts Versuche mit Lymantria dispar.

In jüngster Zeit ist endlich R. Goldschmidt[3]) mit eingehenden Versuchen über den Schwammspinner Lymantria dispar und seine japanische Varietät hervorgetreten. Hier sind Männchen und Weibchen ebenfalls äußerlich sehr verschieden, und die der Varietät japonica unterscheiden sich ihrerseits wieder von denen der gewöhnlichen Form.

[1]) Das Wichtigste der sehr reichhaltigen Literatur ist in den eingangs (S. IV) genannten Handbüchern und Sammelreferaten zu finden.

[2]) Morgan, Th. H., The application of the conception of pure lines to sex-limited inheritance and to sexual dimorphism. Amer. Natur. Vol. XVI. Febr. 1911.

[3]) Goldschmidt, R., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I, 1. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechtes, Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre, Bd. VII, 1912, S. 1, und Bemerkungen zur Vererbung des Geschlechtsdimorphismus, ibid. Bd. VIII, 1912, S. 79.

Das japonica-Weibchen gibt nun mit dem dispar-Männchen Bastarde, die in normaler Weise teils Männchen, teils Weibchen sind und in ihrem Aussehen zwischen den Eltern vermitteln. Das dispar-Weibchen aber gibt mit dem japonica-Männchen zweierlei Nachkommen, zur Hälfte normale Bastardmännchen, wie sie auch bei der umgekehrten Verbindung entstehen, zur Hälfte aber Weibchen, die äußerlich alle mehr oder weniger wie die Bastardmännchen aussehen, „gynandromorph“ sind. So sieht hier die ganze Nachkommenschaft wie Männchen aus, besteht aber zur Hälfte doch aus innerlich echten Weibchen.

Bei Inzucht geben beiderlei Bastarde zur Hälfte Männchen, die alle normal sind, zur Hälfte Weibchen, von denen nur $^5/_8$ normal, $^3/_8$ wieder gynandromorph sind. Auf weitere Ergebnisse und auf die Einzelheiten der Deutung kann ich hier nicht mehr eingehen. Es wird Ihnen genügen, wenn ich Ihnen sage, daß auch R. Goldschmidt zu der Überzeugung gekommen ist, daß das eine Geschlecht, die Männchen, homogametisch, das andere, die Weibchen, heterogametisch ist, und daß der Vorgang der Geschlechtsbestimmung im Prinzip verlaufe wie die Rückkreuzung eines mendelnden Bastardes mit seinem einen Elter. Das wesentlich Neue liegt in der Annahme, daß die männliche Tendenz zwar an und für sich über die weibliche dominiert, daß sie aber, wenn ihr die weibliche Anlage doppelt entgegentritt, von diesen letzteren unterdrückt wird.

Ein Zahlenbeispiel wird Goldschmidts Annahme klar hervortreten lassen. Halten wir uns an den eben erörterten Fall des Stachelbeerspanners. Unser Autor schreibt die Erbformel des homogametischen Männchens FFMM, die des heterogametischen Weibchens FFMm (die Buchstaben sind im selben Sinn gebraucht, wie auf S. 60f., m bedeutet also das Fehlen des „Faktors“ M). Das Männchen bildet dann einerlei Keimzellen FM, das Weibchen zweierlei, FM und Fm. Steht nun die Entfaltungsstärke (die „Potenz“) von F und M in einem bestimmten Zahlenverhältnis, z. B. $F : M = 4 : 6$, so muß aus der einen Keimzellkombination $FM + FM$ ein Männchen hervorgehen, weil $F + F = 4 + 4 < M + M = 6 + 6$, aus der Kombination $FM + Fm$ aber ein Weibchen, weil $F + F = 4 + 4 > M + m = 6 + 0$. Goldschmidt schreibt deshalb die Formel für das Abraxas grossulariata-Weibchen FFMmGg, für das Männchen FFMMGG, für das lacticolor-Weibchen FFMmgg, für das Männchen FFMMgg. Weiteres

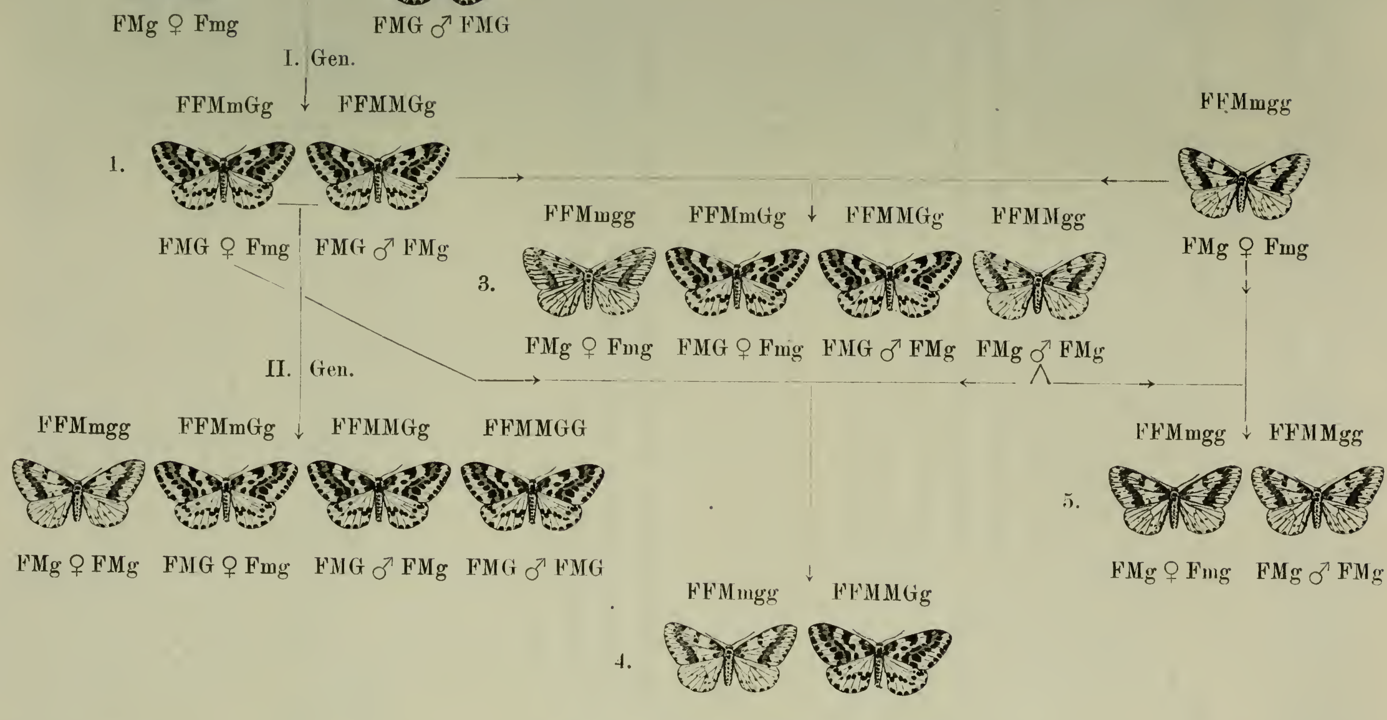


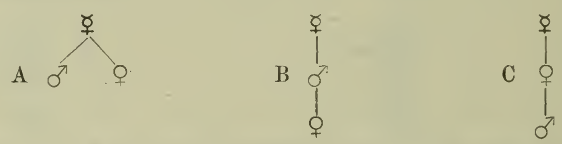
Fig. 10. Übersicht der von Doncaster mit Abraxas grossulariata (dunkler!) und deren var. lacticolor (heller!) ausgeführten Versuche. Vergl. Fig. 8 u. S. 66. Bezeichnung nach R. Goldschmidt.

Die Versuche sind in der Reihenfolge numeriert, in der sie im Text (S. 58—65) aufgeführt wurden. Über jedem Schmetterling steht seine Erbformel, unter ihm, rechts und links vom Geschlechtszeichen, die Formel seiner Keimzellen. Da M stärker als F, FF aber stärker als M sein soll, sind diesmal M und F in die Formeln aufgenommen. Linien verbinden die Eltern miteinander und mit den Nachkommen.

bringt sein Vortrag (S. 122). In Fig. 10 (S. 67) sind die fünf Versuche Doncasters in derselben Weise zusammengestellt, wie in Fig. 9, aber mit der Bezeichnung Goldschmidts versehen.

Phylogenetisches.

Wenn auch im einzelnen noch vieles unklar ist, können wir doch kaum daran zweifeln, daß schließlich die mendelistische Auffassung der Geschlechtsbestimmung durchdringen wird. Eine Hauptschwierigkeit scheint mir die phylogenetische Entstehung der zwei Geschlechter aus dem gemischtgeschlechtigen Zustand zu sein, sobald wir uns auf diesen Standpunkt stellen. Denn wir müssen wohl annehmen, daß von dem gemischtgeschlechtigen Urzustand sowohl das weibliche als das männliche Geschlecht, jedes für sich (wenn auch vielleicht nicht immer gleichzeitig), entstanden ist[1]), und nicht erst das eine Geschlecht und daraus dann das andere. Der Stammbaum muß etwa die Form A haben, nicht die Form B oder C.



Damit fällt aber die Möglichkeit, sich das Dominieren der einen Tendenz über die andere mit Hilfe der Presence- und Absence-Hypothese klar zu machen. Doch soll hierauf nicht mehr näher eingegangen werden.

IV.

Zusammenfassung.

Ich muß zum Schlusse eilen.

Die experimentellen wie die zytologischen Untersuchungen des letzten Jahrzehntes haben es wahrscheinlich gemacht, daß bei den getrenntgeschlechtigen Wesen, Tieren und

---

[1]) Geben wir dem gemischtgeschlechtigen Zustand die Erbformel 𝔉𝔉𝔐𝔐ZZ (wobei 𝔉 und 𝔐 die Anlagenkomplexe für die weiblichen und die männlichen Geschlechtscharaktere und Z einen Faktor darstellt, der für die charakteristische Entfaltung [einhäusig oder zwittrig] sorgt), so werden aus einem Teil der Individuen durch einen neu entstandenen Faktor F, der die Unterdrückung der Anlagen 𝔐𝔐 oder die Förderung der Anlagen 𝔉𝔉 bedingt, die Weibchen, und aus einem andern Teil der Individuen durch einen neu entstandenen Faktor M, der für die Unterdrückung der Anlagen 𝔉𝔉 oder die Förderung der Anlagen 𝔐𝔐 sorgt, die Männchen.

höheren Pflanzen, schon die Keimzellen eine bestimmte sexuelle Tendenz besitzen, und zwar so, daß das eine Geschlecht homogametisch ist, d. h. nur einerlei Keimzellen bildet, während das andere Geschlecht heterogametisch ist, d. h. zweierlei Keimzellen hervorbringt. Im einzelnen ist wohl bald das männliche, bald das weibliche Geschlecht heterogametisch.

Entweder stimmt nun die Tendenz der Keimzellen jedesmal mit dem Geschlecht des Individuum überein, das sie hervorbringt, und die zweierlei Keimzellen der heterogametischen Individuen unterscheiden sich dann nur in der Stärke dieser ihrer Tendenz. Oder, was wahrscheinlicher ist oder häufiger vorkommt: Das homogametische Geschlecht bildet Keimzellen, die alle mit ihm in ihrer Tendenz übereinstimmen, das heterogametische Geschlecht aber zur Hälfte Keimzellen, die seine Tendenz besitzen, zur Hälfte Keimzellen mit der entgegengesetzten Tendenz, also der des homogametischen Geschlechtes.

Die Bestimmung des Geschlechtes des Embryos würde dann bei der Befruchtung und zwar so zustande kommen: Die eine Art Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes dominiert mit ihrer Tendenz über die Tendenz der Keimzellen des homogametischen Geschlechtes, und es entsteht das heterogametische Geschlecht aufs neue. Die andere Art Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes hat dieselbe Tendenz wie die Keimzellen des homogametischen und gibt wieder dieses Geschlecht[1]).

Es ist wohl kaum daran zu zweifeln, daß es sich dabei um Vorgänge handelt, die den Mendelschen Vererbungsgesetzen folgen, daß speziell die zweierlei Keimzellen durch das Spalten der Tendenzen während der Reduktionsteilung zustande kommen, wenn auch im einzelnen noch sehr viel unklar ist. Dabei ist nie außer acht zu lassen, daß es sich nicht um die Anlagen für die primären und sekundären Geschlechtscharaktere selbst handeln kann, sondern nur um die Faktoren, von denen die größere oder geringere Entfaltungsfähigkeit des einen oder anderen Merkmalkomplexes abhängt, um das, worauf die „Tendenz“ beruht, resp. um „Geschlechtsbestimmer“.

---

[1]) Es ist wohl nicht nötig, näher auszuführen, daß diese Auffassung der Geschlechtsbestimmung nicht mit der alten „progamen“ Hypothese identifiziert werden kann. Die „diploprogame“ Geschlechtsbestimmung ist nicht mehr „progam“, sondern progam und syngam zugleich.

Die Geschlechtsbestimmung ist also ein komplizierter Vorgang, er zerfällt in mehrere Phasen. Zunächst handelt es sich um die Bestimmung der Tendenz der Keimzellen. Das ist nach allem, was wir wissen, ein Vererbungsvorgang, und insofern können wir sagen: Das Geschlecht wird vererbt. Dann fällt, erst beim Zusammentreffen der Keimzellen bei der Befruchtung, die Entscheidung über das Geschlecht des Embryo. Sie hängt von der im allgemeinen von vornherein festgelegten Stärke der zusammentreffenden Tendenzen ab. Zuweilen scheint diese Stärke wirklich veränderbar zu sein, theoretisch ist sie es stets. Die Entscheidung ist meist definitiv; nur selten läßt sich, z. B. unter dem Einfluß von Parasiten, die theoretisch ebenfalls stets denkbare nachträgliche (epigame) Änderung des Geschlechtes wirklich beobachten. — Wieder ganz andere Vorgänge entscheiden bei einem gemischtgeschlechtigen Organismus, welches Geschlecht eine Organanlage bekommt, ob z. B. bei einem einhäusigen Gewächs eine einzelne Blüte (bei einem zwittrigen ein Sporophyll) männlich oder weiblich wird.

Welche Tendenz die einzelne Keimzelle des heterogametischen Geschlechtes erhält, und welche Tendenzen bei der einzelnen Befruchtung zusammentreffen, entscheidet jedesmal der Zufall; er bestimmt also: männlich oder weiblich. Daß das Geschlechtsverhältnis nicht genau 1 : 1 ist, sondern in einer für die Spezies oder Rasse charakteristischen Weise zugunsten des einen oder andern Geschlechtes verschoben wird, hängt wohl (vielleicht mit Ausnahmen) erst von sekundären Einflüssen ab, die von der Keimzellbildung an bis zur Geburt des neuen Organismus und noch weiter wirken können, z. B. von einer ungleichen Resistenz der beiderlei Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes oder der Embryonen gegen schädliche Einflüsse. Das scheint mir im allgemeinen wahrscheinlicher, als daß derartige äußere Einflüsse die Tendenz der Keimzellen selbst, nach Stärke oder Charakter, änderten.

Die willkürliche Bestimmung des Geschlechtes beim Menschen.

Von diesen sekundären Einflüssen wissen wir noch besonders wenig. Und doch scheint mir die genaue Kenntnis der Faktoren, die beim Zustandekommen des „spezifischen" Geschlechtsverhältnisses wirksam sind, noch am ehesten einen Weg öffnen zu können, auf dem wir vielleicht später einmal lernen werden, das Geschlecht beim Menschen bis zu einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit willkürlich im voraus zu bestimmen.

Von vornherein scheinen mir nach dem heutigen Standpunkt unserer Kenntnisse noch zwei Wege offen zu stehen.

1. Möglich wäre ja, daß das weibliche Geschlecht heterogametisch wäre, und die Reifung der Eizellen mit männlicher und mit weiblicher Tendenz in bestimmtem Wechsel erfolgte, etwa so, wie das O. Schöner jüngst angenommen hat[1]). Dann könnte man durch Abpassen des richtigen Zeitpunktes für die Befruchtung ein Kind von bestimmtem Geschlecht entstehen lassen. Ganz abgesehen davon, daß so gut wie sicher (z. B. nach den Fällen geschlechtsbegrenzter Vererbung) das weibliche Geschlecht homogametisch ist, ist eine solche Reihenfolge aber durchaus nicht wahrscheinlich[2]); alles spricht vielmehr dafür, daß — wenn das weibliche Geschlecht überhaupt heterogametisch sein sollte — der Zufall entscheidet, ob das ausgestoßene Ei vorher bei der Reifeteilung die eine oder die andere Tendenz erhalten hat; und damit wäre in unserem Falle schon bestimmt, ob das Kind dem einen oder dem andern Geschlechte angehören wird.

Es ist ja auch gar kein Grund einzusehen, warum ein komplizierter Wechsel zwischen Eiern von verschiedener Tendenz vorhanden sein sollte, der einen noch viel komplizierteren regulierenden Mechanismus voraussetzen würde, wenn der Zufall allein bei einem relativ einfachen Mechanismus zu demselben Resultat, der Bildung von annähernd gleich viel männlichen und weiblichen Nach-

[1]) Er behauptet (Die praktische Vorausbestimmung des Geschlechtes beim Menschen, 1911) daß beim Menschen das rechte und das linke Ovarium bei der Ovulation abwechsle, daß jedes Ovarium zweimal ein Ei mit der gleichen und dann einmal eines mit der entgegengesetzten Tendenz liefere, und daß das linke Ovarium es ist, das zweimal hintereinander ein Ei mit weiblicher Tendenz liefere, während das rechte zweimal hintereinander ein Ei mit männlicher Tendenz gebe. Danach würde das eine Ovarium mehr Eier mit der einen, das andere mehr Eier mit der anderen Tendenz geben. Viel summarischer hat kürzlich R. Dawson (The Causation of Sex) einfach behauptet, daß das rechte Ovarium nur Eier mit männlicher, das linke nur Eier mit weiblicher Tendenz gäbe (zitiert nach Davenport, Breeding and the Mendelian Discovery, 1911). Das ist a priori durch die Nachkommenschaft nach Ovariotomien (und durch den Tierversuch) ausgeschlossen. Auffallen kann, daß Dawson und Schöner, unabhängig voneinander, dem linken Ovar mehr oder ausschließlich die Bildung der weiblichen, dem rechten mehr oder ausschließlich die der männlichen Nachkommen zuschreiben; doch ist das wohl nur ein Spiel des Zufalls.

[2]) Eine rechnerische Nachprüfung der Statistik Schöners durch W. Weinberg in den Beiträgen zur Geburtshilfe und Gynäkologie, Bd. XV, 1911, und Bd. XVIII, 1913, hat inzwischen ihre mangelnde Beweiskraft aufgedeckt.

kommen, führt. Etwa gar deshalb, damit der Mensch die Geschlechtsbestimmung ganz in seine Hände bekommt? Die Schwierigkeiten, die durch die spezifischen Abweichungen vom Geschlechtsverhältnis 1 : 1 geschaffen werden, bleiben die gleichen.

2. Liegt sicher Heterogametie des einen Geschlechtes vor, so ist die willkürliche Hervorbringung eines bestimmten Geschlechtes theoretisch durchführbar, durch Inaktivierung oder Abtötung der Keimzellen mit einer bestimmten Tendenz, sicher durch eine vollständige, mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit durch eine teilweise (die nicht alle Keimzellen mit einer bestimmten Tendenz trifft). Nur fragt es sich, ob wir die Mittel für einen solchen Eingriff finden werden. Denn aus der Tatsache, daß zweierlei Keimzellen mit verschiedenartiger oder verschieden starker Tendenz gebildet werden, geht noch nicht hervor, daß die zweierlei Keimzellen gegen schädigende Einflüsse wirklich verschieden reagieren müssen, und wenn sie das tun, bleibt doch fraglich, ob auf diesem Wege eine reine Trennung möglich sein wird, die doch für eine sichere willkürliche Bestimmung nötig ist. Sollte der Unterschied zwischen Keimzellen mit männlicher und mit weiblicher Tendenz nur quantitativer Art sein, so sind die Chancen natürlich noch geringer, als wenn er, was ich für viel wahrscheinlicher halte, qualitativer Natur ist und auf die Anwesenheit zweier verschiedener chemischer Verbindungen (oder zweier Isomere derselben Verbindung) zurückgeführt werden muß.

Ängstliche Gemüter, die von der Entdeckung der willkürlichen Geschlechtsbestimmung den Umsturz der Weltordnung erwarten — ich gehöre nicht dazu — glaube ich trösten zu dürfen: Die Einblicke, die wir in der letzten Zeit in das Wesen der Geschlechtsbestimmung tun durften, haben uns diesem Ziel nicht genähert, sondern entschieden von ihm entfernt. Prophezeien ist eine heikle Sache, es sieht aber fast so aus, als ob wir über kurz oder lang vollen Einblick haben und dann beweisen könnten, daß die Bestimmung des Geschlechtes beim Menschen nach unserem Wunsche praktisch ebenso unmöglich ist, wie die Quadratur des Zirkels oder das Perpetuum mobile es theoretisch sind.

II. Vortrag:

Cytologische Untersuchungen

über

Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes

von

R. Goldschmidt

Mit 45 Abbildungen

Vorwort.

Die folgende Ausarbeitung des in Münster gehaltenen Vortrages hat mit diesem nicht viel mehr gemein als den Titel und einige Grundtatsachen. Eine für einen größeren Hörerkreis bestimmte Darstellung unseres Gegenstandes, für die außerdem nur 45 Minuten zur Verfügung standen, konnte naturgemäß nicht über die Elemente hinausgehen. Diese sind aber jetzt schon in alle Lehrbücher übergegangen, so daß eine besondere Publikation überflüssig wäre. Die hier folgende Ausführung des Gegenstandes gibt daher den Vortrag wieder, wie man ihn eigentlich hätte halten sollen, wenn es möglich wäre, mehrere Stunden vorzutragen. Auch in dieser Form wird auf dem ganz Elementaren aufgebaut, aber daran anschließend auch manche Feinheit des Problems erörtert. Die zytologischen Tatsachen als solche sind in neuerer Zeit öfters zusammengefaßt worden, dagegen ist eine umfangreichere Darstellung der Beziehungen ihrer Resultate zu denen der Erblichkeitsforschung noch nicht gegeben. Ich habe deshalb gerade diesen Punkt in den Vordergrund gestellt und, wie der fachmännisch geschulte Leser bemerken wird, mich dabei auch nicht auf bloßes Referieren beschränkt. Ich hoffe, daß der Leser nicht minder wie aus dem Corensschen Vortrag den Eindruck gewinnen wird, daß die Forschung jetzt schon mit Stolz auf den zurückgelegten Weg blicken kann. Den Vortrag in Münster schloß ich aus dieser Überzeugung heraus mit folgenden Worten: „Ein großer englischer Naturforscher meinte einmal, die mikroskopierenden Biologen erschienen ihm wie die Neugierigen am Fenster eines Postamtes, sie könnten vielleicht einiges vom inneren Postdienst bemerken, aber was in den Briefen in den verschlossenen Beuteln steht, das erführen sie nicht. Vielleicht haben Sie aus meinen Ausführungen den Eindruck gewonnen, daß die mikroskopierenden Biologen sich in der Zwischenzeit in den Besitz des Nachschlüssels gesetzt haben, der es erlaubt, die Beutel zu öffnen und die Briefe zu lesen, wenigstens so weit man die Sprache versteht, in der sie geschrieben sind."

München, Januar 1911.

Inhaltsübersicht.

Hochverehrte Versammlung!

Durch die Biologie unserer Zeit, vorab die tierische, zieht sich ein klaffender Spalt, vergleichbar dem unüberbrückbaren Gegensatz, der im 18. Jahrhundert die Ovulisten und Animalkulisten voneinander schied: der Gegensatz zwischen experimenteller und morphologischer Forschungsweise. Während eine Zeitlang die Morphologie verkörpert in vergleichender Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Histologie unsere Wissenschaft vollständig beherrschte, ist in den letzten Jahrzehnten neben ihr die experimentelle Biologie als Entwicklungsmechanik, vergleichende Physiologie und Genetik so mächtig herangewachsen, daß es im Augenblick scheinen mag, als ob die ältere Schwester von der jüngeren vollständig verdrängt werden solle. Der vorurteilslose Beurteiler muß in der Tat zugeben, daß die Morphologie, vor allem die vergleichende Anatomie und Histologie in vielen Dingen an einen toten Punkt gelangt ist, über den sie nur durch Einführung der Methoden und Erfahrungen der Physik, Chemie und Physiologie hinauskommen kann, und daß — im Augenblick wenigstens — es in erster Linie die experimentelle Biologie ist, die uns wirklich weiter bringen wird. Eine solche Tatsache gibt nun allerdings nicht das Recht, mit Verachtung den volltönenden Begriff des „kausal-analytischen" Arbeitens der untergeordneten „bloß-deskriptiven" Arbeitsweise gegenüberzustellen. Man könnte die Forschung mit der Fortbewegung einer Last durch ein Gespann vergleichen: ist dann der Ochsenwagen des Buren, die Troika des Russen, der Renntierschlitten des Samojeden oder der Maultierkarren des Alpenbewohners das bessere Fortbewegungsmittel? Oder ist nicht vielmehr ein jedes das beste für seinen speziellen Zweck und unter seinen speziellen Bedingungen? So wird sich wohl auch die Biologie am besten der Forschungsweise bedienen, die der Erreichung des Erkenntniszieles gerade die adäquateste ist, ohne Rücksicht auf Werturteile, die nur der Ausdruck persönlicher Grundanschauungen sind. Und wo die Möglichkeit besteht, auf

Einleitung.

verschiedenen Wegen zum Ziele zu gelangen, soll keiner verachtet werden. Gerade die neuere experimentierende Vererbungswissenschaft ist nun ein solcher Zweig der Biologie, für den bereits jetzt die Möglichkeit besteht, daß morphologische und experimentell-biologische Forschungsweise Hand in Hand gehen. Alle Vererbungsfragen konzentrieren sich ja schließlich auf das Verhalten der Keimzellen und gerade diese sind ein Lieblingsobjekt morphologischer Forschung gewesen und so gibt es schon jetzt eine Reihe von Tatsachen, deren Erklärung die beiden Forschungswege an einem gemeinsamen Punkte zusammentreffen läßt. Und da stehen an der Spitze die Ergebnisse, die sich auf das Geschlechtsproblem beziehen. Nachdem Correns Ihnen die bedeutungsvollen Resultate der Experimentalforschung vorgeführt hat, soll es meine Aufgabe daher sein, zu zeigen, wie die morphologischen Studien ihrerseits nicht minder überraschende Ergebnisse gezeitigt haben und dann das verknüpfende Band zwischen beiden zu schlingen.

Vererbung und Zell-morphologie. Die Grundtatsache, die die Morphologie zum Geschlechtsproblem schon lange beigetragen hat, ist die Erkenntnis, daß das Geschlecht eines Organismus in der Regel mit vollzogener Befruchtung bestimmt ist. Korschelts Entdeckung der äußerlich an ihrer Größe zu unterscheidenden Männchen oder Weibchen erzeugenden Eier des Dinophilus, der einwandfreie Nachweis, daß bei der Biene aus unbefruchteten Eiern nur Männchen, aus befruchteten nur Weibchen entstehen, daß bei Blattläusen, Gallwespen, Daphnien aus unbefruchteten Eiern beide Geschlechter, aus befruchteten Eiern nur Weibchen hervorgehen, zeigen, daß die Festlegung des Geschlechts an Vorgänge innerhalb der Geschlechtszellen gebunden sein muß, die spätestens mit der Befruchtung ihren Abschluß gefunden haben. Das Vererbungsexperiment hat, wie Sie gehört haben, zum gleichen Schluß geführt: denn die mendelnden Erbfaktoren, deren Verteilungsmechanismus die Geschlechtsvererbung regelt, müssen ja auch in den Geschlechtszellen ihren Sitz haben, ihre entscheidende Kombination somit ebenfalls spätestens bei der Befruchtung vollzogen sein. Für die morphologische Forschung ergab sich aber damit die weitere Aufgabe, zu versuchen, an die Stelle der allgemeinen Begriffe weiblich oder männlich determinierte Eier, Weibchen oder Männchen erzeugende Spermatozoen, bestimmte Tatsachen zu setzen, aus denen der mit so völliger Unfehlbarkeit ablaufende Erbmechanismus des Geschlechtes verständlich werden könnte. Diese Bestrebungen sind in der Tat

höchst erfolgreich gewesen. Sie stehen aber nicht isoliert da, sondern bilden ein logisches Glied in der Kette der Tatsachen, die generell eine Beziehung zwischen Vererbungserscheinungen und Zellmorphologie darstellen. Diese müssen daher als Basis für das Weitere kurz dargestellt werden. Die Darstellung soll dabei auf einen optimistischen Grundton gestimmt sein: es ist nicht verwunderlich, daß die betreffenden Beziehungen zwischen Zellstrukturen und Vererbungslehre der Gegenstand unendlicher Diskussionen und Kontroversen gewesen sind und noch sind und daß an jedem einzelnen Punkt das pro und contra sorgfältig erwogen werden muß. Wir sind aber überzeugt, daß die Grundzüge, so wie wir sie schildern werden, als Ganzes bisher allen Einwürfen erfolgreich standgehalten haben und daß vor allem die Versuche, etwas anderes an die Stelle zu setzen, bisher durchaus gescheitert sind, so daß wir zunächst noch — unserer Überzeugung nach auch dauernd — auf festem Boden aufbauen[1]). Wir werden übrigens zum Schluß nochmals auf die Schwierigkeiten zurückkommen. Der betreffende Komplex von Tatsachen und ihre logische Verknüpfung ist aber der folgende.

Mitotische Zellteilung.

Das, was dem Forscher, der die Lebenserscheinungen der Zelle studiert, immer wieder als das Merkwürdigste entgegentritt, ist die Fähigkeit der Zelle, sich durch Teilung zu vermehren und diese Teilung auf eine höchst eigentümliche Art durchzuführen[2]). Die Teilung besteht darin, daß die beiden Hauptbestand-

[1]) Zur Orientierung in der ungeheuren Literatur pro et contra sei auf folgende Diskussionen verwiesen: Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904. Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. V. 16, 1906. Godlewski, E., Das Vererbungsproblem im Licht der Entwicklungsmechanik betrachtet. Vortr. Aufs. Entwicklungsmech. Organism. H. 9, 1909. Haecker, V., Die Chromosomen als angenommenen Vererbungsträger. Ergebn. Fortschr. Zool. V. 1, 1907. Ders., Allgemeine Vererbungslehre, II. Aufl., 1912. Hertwig, O., Allgemeine Biologie, 4. Aufl., 1912. Ders., Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre, Jena 1909. Meves, F., Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. mikr. Anat. V. 72, 1908. Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren, 1895. Strasburger, E., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. wiss. Bot. V. 45, 1908. Weismann, W., Vorträge über Deszendenztheorie, Jena 1902.

[2]) Die folgenden Seiten, die als kurze Einleitung in die Tatsachen spez. für den noch nicht orientierten Leser dienen, sind z. T. wörtlich der Darstellung in meiner „Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911“ entnommen. Der fachkundige Leser möge sie überschlagen.

teile der Zelle, der Zelleib oder das Protoplasma und der Zellkern halbiert werden und so zwei Tochterzellen entstehen, die außer der

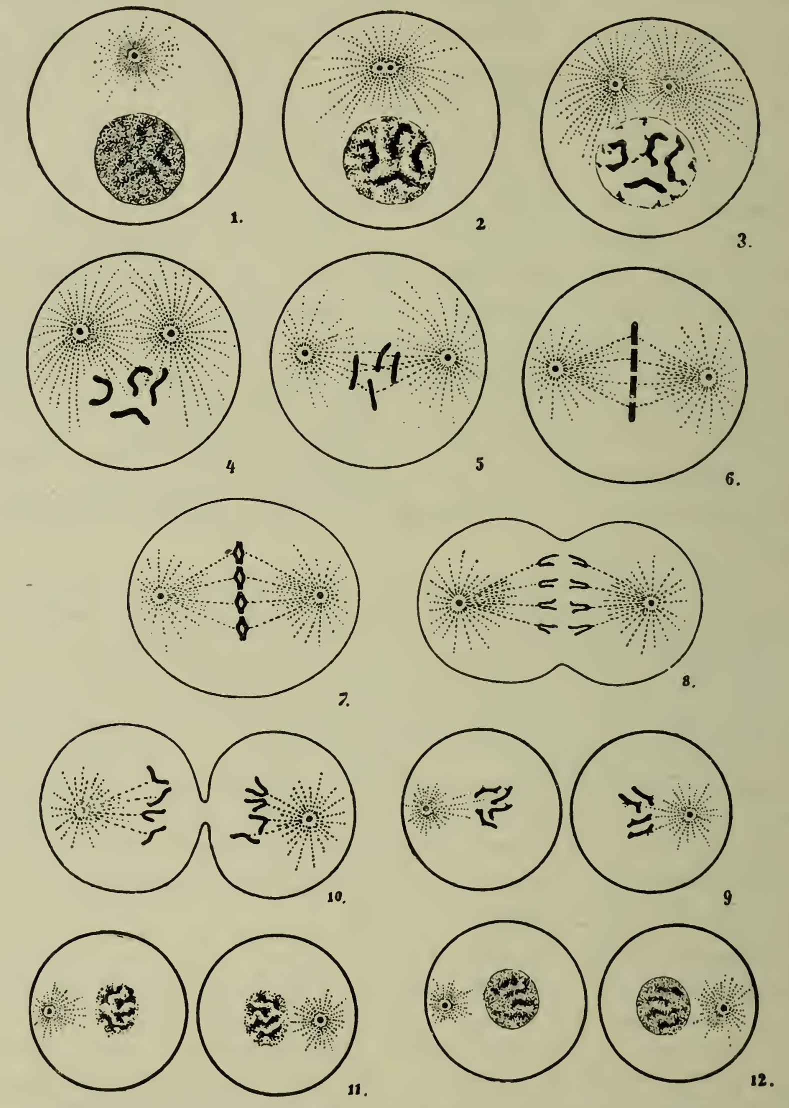


Fig. 1. Schema der karyokinetischen Kern- und Zellteilung. Aus Goldschmidt.

zunächst geringeren Größe genau der Mutterzelle gleichen. Nun verläuft aber in der überwältigenden Mehrzahl der tierischen und pflanzlichen Zellen der Teilungsprozeß nicht als eine einfache

Halbierung, sondern in der komplizierten Weise, dem Vorgang der Karyokinese, die nebenstehende Figur 1 darstellt. Die Teilung wird dadurch eingeleitet, daß neben dem Kern sich im Umkreis eines Körnchens, des Zentrosoms, eine Strahlenfigur bildet, die durch die Teilung des Zentrosoms sich bald verdoppelt und in ihren beiden Hälften auseinanderweichend zwei gegenüberliegende Pole der Zelle einnimmt. Inzwischen haben im Innern des Kerns komplizierte Umlagerungen seiner färbbaren Substanz, des Chromatins, stattgefunden, die damit enden, daß sich eine bestimmte Anzahl, sagen wir vier, festere Schleifen ausbilden, die man wegen ihrer Neigung, gewisse Farbstoffe festzuhalten, Chromosomen nennt. Nun löst sich der Kern auf und die Chromosomen ordnen sich in einer Reihe im Äquator der zweipoligen Strahlenfigur an. Nun wird ein jedes Chromosom der Länge nach gespalten, so daß jetzt je zwei Spalthälften einander gegenüberliegen und diese beginnen sich zu trennen und nach den beiden Zellpolen auseinander zu wandern bis sie nahe bei den Zentrosomen angelangt sind. Jetzt aber verläuft der ganze Prozeß wieder rückwärts, die Chromosomen verlieren ihre individuelle Abgrenzung, es bildet sich aus ihnen ein neuer Kern, die Strahlung erlischt und es sind zwei Zellen von gleicher Art wie die Ausgangszellen gebildet.

Bedeutung der Chromosomen.

Überlegen wir nun einmal, was dieser komplizierte Vorgang bedeuten kann, welchen Vorzug er etwa vor einer einfachen Durchschnürung von Zelle und Kern hat, Überlegungen, wie sie in klarer Weise zuerst von Roux angestellt wurden. Es wurde der ganze geformte Inhalt des Kerns in Chromosomenschleifen zusammengefaßt und diese durch eine Spaltung verteilt: das besagt, daß der Kerninhalt oder richtiger seine färbbare Substanz, das Chromatin in einer ganz besonders exakten Weise verteilt wird. Stellen wir uns vor, wir erhielten die Aufgabe, einen Sack mit Bohnen auf zwei Hälften zu verteilen. Wir könnten es so ausführen, daß wir den Sack in der Mitte durchschnürten nud so in zwei gleiche Hälften zerlegten. Sehr genau wäre allerdings diese Teilung nicht. Besser wäre es, wir zählten die Bohnen ab und legten die Hälfte auf jede Seite; dann hätten wir in der Tat gleiche Zahlen, aber die eine Bohne ist groß, die andere klein, die eine sehr nahrstoffhaltig, die andere verdorben, kurz unsere beiden Haufen wären immer noch nicht völlig gleich. Wirklich gut geteilt hätten wir erst, wenn jede Bohne der Länge nach halbiert und die Stücke

verteilt würden (falls die Bohnen im Idealfall genau symmetrisch wären). Das Beispiel zeigt uns klar, daß die Einteilung des Kerninhalts in Chromosomen und deren Verteilung durch Spaltung nichts anderes bezwecken kann, als die betreffende Substanz des Kernes möglichst genau auf die Tochterzellen zu verteilen. Der Schluß liegt also nahe, daß hier in den Chromosomen Qualitäten der Zelle lokalisiert sein müssen, die zu ihrem notwendigen Bestand gehören. Die allererste Eigenschaft einer jeden Zelle ist aber, daß sie eine Artzelle ist: jede Zelle eines Hundes ist nur Hundzelle, jede Zelle einer Linde nur Lindenzelle. Dürfte also nicht auch noch weiterhin geschlossen werden, daß wir hier in den Chromosomen die Träger der das Wesen der Art ausmachenden erblichen Eigenschaften zu sehen haben?

Der Kern als Sitz der Erbträger. Wollen wir diese Annahme erweisen, so müssen wir zunächst einmal den Beweis dafür führen, daß der Zellkern, in dem sich ja nur bei der Teilung die Chromosomen erkennen lassen, der Träger der erblichen Eigenschaften ist. Der Beweis läßt sichmit größter Wahrscheinlichkeit aus den Erscheinungen der normalen wie der experimentell beeinflußten Befruchtung führen. Bei der Befruchtung dringt eine männliche Samenzelle in die weibliche Eizelle ein. Beide Zellen, die sogenannten Gameten, bestehen trotz verschiedener äußerer Form aus den typischen Bestandteilen der Zelle, Kern und Protoplasma. Nun zeigen viele Samenzellen die Form eines langen Fadens, dessen besonders gestaltetes Vorderende, der Kopf, den Kern darstellt, wie seine Entstehung lehrt, das übrige aber, der Schwanz, dem Protoplasma entspricht. In vielen Fällen wird nun beobachtet, daß bei der Befruchtung nur der Kopf in die Eizelle dringt, der Schwanz aber abgeworfen wird. Innerhalb des Eiprotoplasmas nimmt dann der Kopf die Gestalt eines gewöhnlichen Kerns an und verschmilzt mit dem Kern der Eizelle. Der wesentliche Vorgang bei der Befruchtung ist also eine Verschmelzung des väterlichen mit dem mütterlichen Kern. Da bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen übertragen werden, so müssen diese Eigenschaften in irgend einer Weise in den Kernen der Gameten enthalten sein.

Im Kern dürfen wir also mit Recht die Träger der Vererbung suchen[1]). Wo sie dort liegen, zeigt ein weiter eindringendes

---

[1]) In diesen einleitenden Darlegungen wird einfach von Vererbungsträgern gesprochen, ohne daß näher untersucht wird, ob diesem Ausdruck eine richtige Vorstellung entspricht. Davon wird am Schluß erst die Rede sein.

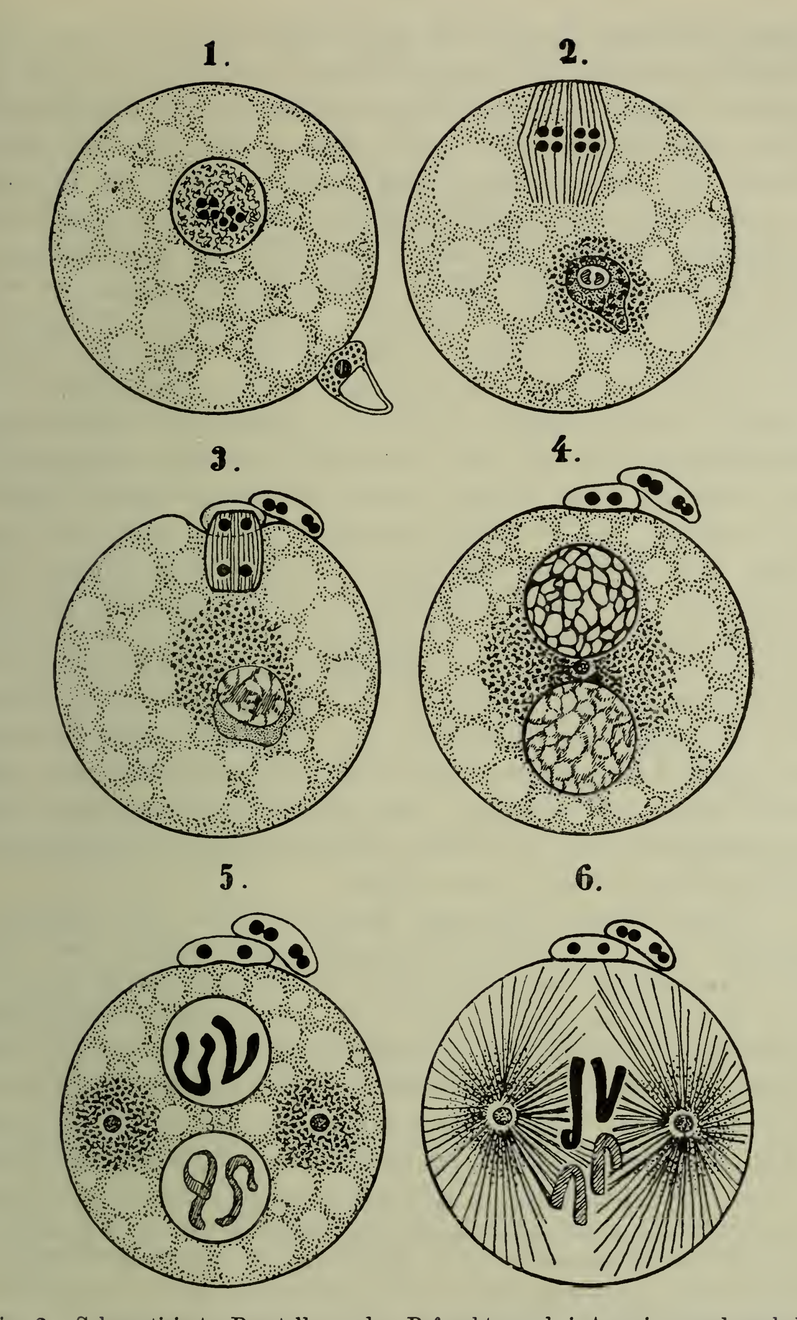


Fig. 2. Schematisierte Darstellung der Befruchtung bei Ascaris megalocephala.
1. Eindringen des Sperma, 2. Dasselbe eingedrungen, Eikern in der 1. Reifungsteilung, 3. Die 2. Reifeteilung, 4. Ei- und Samenkern, 5. Die Ausbildung der Chromosomen im Eikern (schwarz) und im Samenkern (schraffiert), 6. Die erste Furchungsspindel. Nach Boveri aus Goldschmidt.

Studium der Befruchtung. Wir sagten, daß bei ihr die Kerne der Gameten verschmelzen. Oft ist dies aber nicht ganz wörtlich zu nehmen, vielmehr bleiben die Kerne zunächst in der Mehrzahl der Fälle nebeneinander liegen. Die weitere Entwicklung zum Organismus, die nach der Befruchtung einsetzt, besteht nun in einer unübersehbaren Folge von Zellteilungen, deren erste bald nach der Befruchtung erfolgt. Da kann es denn sein, daß die Zellteilungsfigur sich bildet, ohne daß die beiden Kerne miteinander verschmolzen sind und da tritt das gleiche ein, wie bei jeder anderen Zellteilung, die Chromosomen bilden sich aus. Aber nun bilden sie sich in jedem Kern getrennt aus, in dem nebenstehend abgebildeten Beispiel, Fig. 2, je zwei in jedem Kern. Die fertige Zellteilungsfigur enthält also eine Anzahl, hier vier Chromosomen, von denen die Hälfte von der Eizelle, die Hälfte von der Samenzelle stammt. Bei der nun erfolgenden Teilung werden alle der Länge nach gespalten und auf die Tochterzellen verteilt. Es erhält somit eine jede Tochterzelle zur Hälfte väterliche und zur anderen Hälfte mütterliche Chromosomen und ebenso geht es bei jeder weiteren Zellteilung. Nun werden bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen vererbt. Das, was die Zellen der Nachkommen in vollkommen gleicher Weise von beiden Eltern besitzen, sind aber nur die Chromosomen und somit müssen wir schließen, daß auch in den Chromosomen die morphologischen oder chemischen Repräsentanten der betreffenden Eigenschaften lokalisiert sein müssen.

Dieser Schluß wird aber durch eine Fülle von Tatsachen gestützt, von denen nur eine besonders klare genannt sei. Bei der Bastardierung von verschiedenen Echinodermenarten zeigt es sich, daß die Bastardlarven bald nur nach der Mutter, bald nur nach dem Vater, bald nach beiden schlagen. Die genaue Verfolgung der Chromosomenverhältnisse solcher Bastarde durch Baltzer und Herbst[1]) zeigte aber, daß solche Formen, die nur nach einem der Eltern schlagen, im Laufe ihrer Entwicklung die Chro-

[1]) Eine genaue Diskussion dieser Befunde hätte zu erwägen, wie weit das Plasma für bestimmte Entwicklungsvorgänge maßgebend ist und wie weit sich der Anteil der Chromosomen an der Bestimmung der Vererbungsrichtung abgrenzen läßt. Wir werden später andeutungsweise noch darauf zurückkommen und gedenken außerdem den Gegenstand an anderer Stelle auf Grund neuer Experimentalergebnisse eingehend zu diskutieren. S. darüber: Baltzer, F., Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden, Arch. f. Zellfschg., 5, 1910. Herbst, C.,

mosomen des anderen Elters aus den Kernen eliminieren und zugrunde gehen lassen, so daß Bastardlarven mit rein mütterlichen Charakteren in Wirklichkeit auch nur die mütterlichen Chromosomen besitzen. Fig. 3 zeigt eine derartige Teilungsfigur einer Zelle des Bastards Echinus ♀ × Sphaerechinus ♂ mit verklumpten dem Untergang bestimmten Sphaerechinuschromosomen[1]).

Zahl und Reduktion der Chromosomen.

Wir haben nun bisher keinen besonderen Wert auf die Zahl der Chromosomen gelegt. Und doch ist diese nicht etwa gleichgültig. Es zeigt sich vielmehr, daß sie bei allen Tier- und Pflanzenarten eine typisch konstante ist. Ein Pferdespulwurm zeigt in seinen sich teilenden Zellen 4, ein Mensch in allen Zellen, welche es auch seien, 24, eine Tomate auch 24, ein Nachtschatten aber 72 und so fort. Kurzum, jede Art von Lebewesen besitzt eine für sie charakteristische Chromosomenzahl in den Kernen ihrer Zellen. Nun haben wir gehört, daß bei der Befruchtung zwei solche Kerne sich miteinander vereinigen. Hätten sie auch die typische Zahl, so wäre nach der Befruchtung in der Zelle die doppelte Anzahl vorhanden. Alle Zellen der Nach-

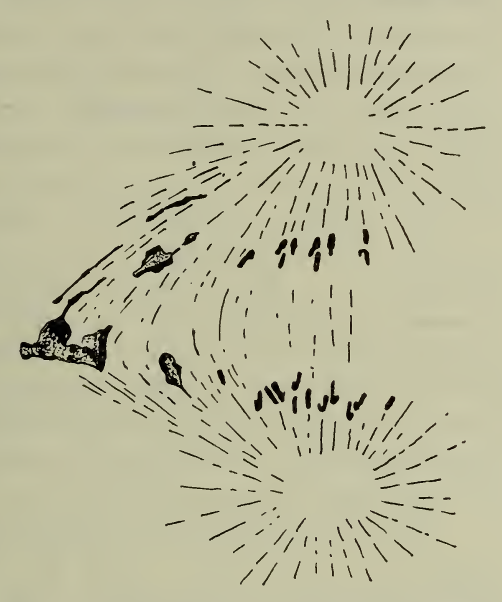


Fig. 3. Teilungsspindel einer Zelle des Bastards Echinus ♀ × Sphaerechinus ♂ mit verklumpten Chromosomen (links) nach Baltzer.

Vererbungsstudien, Arch. f. Entwicklungsmech., 34, 1912. Kupelwieser, H., Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, Arch. f. Zellforschg., V. 8 1912. Godlewski, E., Studien über Entwicklungserregung, Arch. f. Entwicklungsmech., 33, 1912. Hertwig, O., Disharmonische Idioplasmaverbindungen und ihre Folgen, Scientia XII, 1912 (dort Zitate der Studien von O. und G. Hertwig).

[1]) In der Zwischenzeit ist es mir gelungen, bei einem pflanzlichen Objekt, Oenotherabastarden, einen auf ähnlicher Linie sich bewegenden Beweis für diese Grundannahme zu erbringen, dessen Überzeugungskraft, wie ich glaube, überwältigend ist. Die Arbeit erscheint im Arch. f. Zellf. V. 9.

kommenschaft, also auch ihre Geschlechtszellen bärgen jetzt die doppelte Chromosomenzahl und wenn sie sich wieder bei der Befruchtung vereinigten, so bekäme die Enkelgeneration bereits die vierfache Zahl und so fort. Soll das nicht eintreten, und tatsächlich ist ja die Chromosomenzahl eine konstante, so kann es nur auf einem Wege erreicht werden; es muß eine Einrichtung bestehen, die bewirkt, daß in den Geschlechtszellen vor ihrer Vereinigung die Chromosomenzahl auf die Hälfte herabgesetzt wird. Nur so kann nach der Befruchtung immer noch die Normalzahl gewahrt bleiben. Tatsächlich findet sich eine solche Einrichtung, bestehend in einer besonderen Teilung, die eine jede Geschlechtszelle durchmachen muß, bevor sie befruchtungsfähig wird, der Reduktionsteilung, deren besonderer Mechanismus so verläuft, daß durch sie die Hälfte der Chromosomen aus der Zelle entfernt wird. Eine jede befruchtungsfähige Geschlechtszelle enthält also nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl.

Qualitative Verschiedenheit d. Chromosomen.

Nun wissen wir, daß die Chromosomen die Vererbungsträger sind resp. enthalten und jetzt sehen wir, daß typisch die Hälfte von ihnen in den Gameten entfernt werden. Da taucht die Frage auf, ob nicht etwa die einzelnen Chromosomen qualitativ verschiedenartig sind und dann durch eine derartige Entfernung von Chromosomen die Erbmasse eine Beeinträchtigung erfährt. Auf die erste Frage zunächst geben Boveris[1]) Experimente die Antwort.

Bei der gewöhnlichen Befruchtung dringt stets nur eine Samenzelle in das Ei ein. Durch eine bestimmte Methode bei der Befruchtung kann es aber beim Seeigelei erreicht werden, daß zwei Samenzellen eintreten. Beide bilden sich zu einem Kern um und jeder läßt seine Chromosomenzahl hervortreten. Die normale Chromosomenzahl beträgt aber bei diesem Seeigel 36, also enthält der reife Eikern wie die reifen Samenkerne nach dem, was wir eben gehört haben, 18. In dem doppelt befruchteten Ei finden sich also 54 Chromosomen. Nun bildet ein solches Ei seine erste Teilungsspindel nicht wie andere, sondern es entstehen an Stelle von zwei Teilungspolen deren vier und wenn dann die Teilung erfolgt, so werden gleichzeitig vier Zellen gebildet, wie nebenstehende Fig. 4 zeigt. Wie ist nun die Chromosomenverteilung auf diese vier Zellen? Die 54 Chromosomen verteilen sich zunächst zwischen die vier Pole der Teilungsfigur ganz so, wie es

---

[1]) Boveri, Th., Zellenstudien, 6. Jena 1907.

der Zufall ergibt. Es kann also z. B. der nebenstehend abgebildete Fall, ebenso wie auch jeder andere denkbare, eintreten (Fig. 4), daß zwischen die einzelnen Pole 6, 26, 12 und 10 Chromosome gelangen. Diese werden dann in gewöhnlicher Weise längsgespalten, wie Fig. 4b zeigt und dann nach den Polen gezogen. Die vier entstehenden Zellen enthalten dann 32, 18, 36 und 22 Chromosomen (Fig. 4c). Nun nehmen wir einmal an, die 18 Chromosomen der Geschlechtszellen seien nach Qualitäten verschieden und bezeichnen sie mit den Buchstaben des Alphabets und nehmen, um uns die Sache zu vereinfachen nur vier, nämlich a, b, c und d an. Dann könnte es der Zufall so fügen, daß sie sich so zwischen die vier Pole einstellen, wie es Fig. 5a darstellt. Tritt dann die Verteilung ein, so erhalten die vier entstehenden Zellen das an Chromosomen,

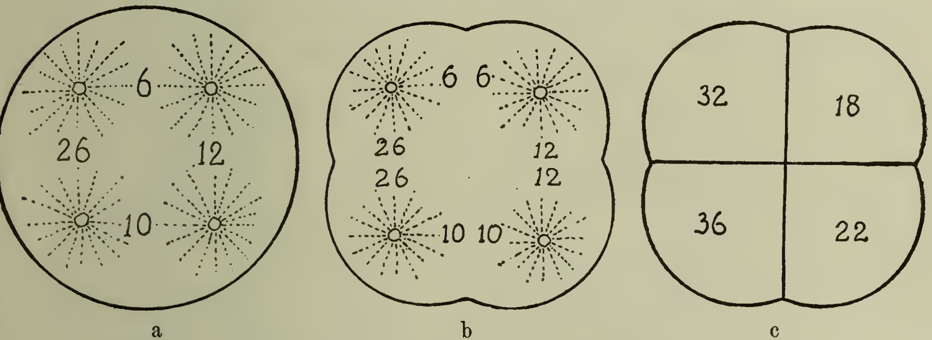
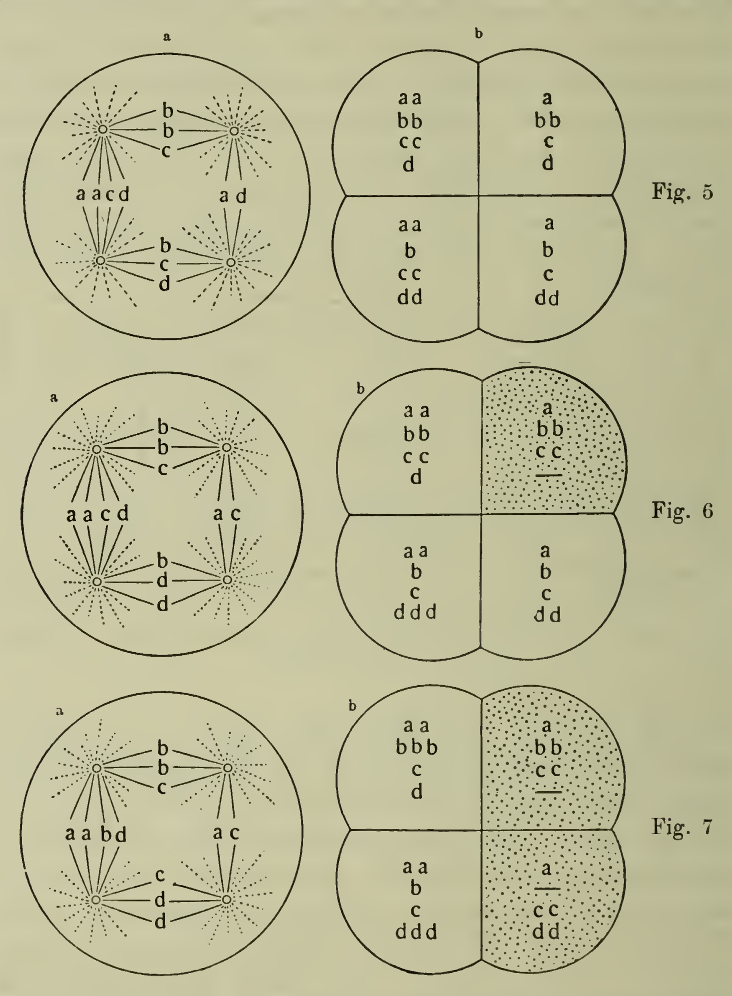


Fig. 4. Verteilung der 54 Chromosomen im dispermen Seeigelei. Nach Boveri.

was Fig. 5b zeigt. Ein Blick läßt erkennen, daß sämtliche vier Zellen auch sämtliche vier Sorten von Chromosomen erhalten. Nun könnte aber auch die Verteilung auf die Pole so sein, wie es Fig. 6a zeigt. Nach der Teilung resultierte dann die Chromosomenanordnung der Fig. 6b, die erkennen läßt, daß drei der Zellen jede Chromosomenart erhalten, einer aber, die punktiert ist, die Sorte d fehlt. Eine weitere Möglichkeit ist in Fig. 7a wiedergegeben. Das Resultat der Verteilung in Fig. 7b ergibt, daß zwei der entstehenden Zellen ein Manko aufweisen, der oberen punktierten nämlich fehlt d, der unteren die Sorte b. Wieder eine andere Chromosomenverteilung zeigt Fig. 8a. Hier kommen dann, wie Fig. 8b zeigt, vier Zellen zustande, von denen gar dreien etwas fehlt. Und endlich bei dem letzten Musterbeispiel, Fig. 9, sehen wir als Endresultat vier Zellen entstehen, von denen keine

jede Sorte von Chromosomen enthält. Nun geht die weitere Entwicklung des Seeigeleis so vor sich, daß schließlich eine Larve entsteht, deren vier Körperviertel auf diese vier Furchungszellen zurückzuführen sind. Sind nun die Chromosomen qualitativ als Erbträger verschieden, so müssen dementsprechend die Larven in



dem Viertel, in dem ihren Zellen gewisse Chromosomen fehlen, auch gewisse Eigenschaften vermissen lassen, defekt sein. Tatsächlich finden sich in Zuchten aus solchen doppelbefruchteten Eiern neben gesunden Larven solche, die viertel, halb, dreiviertel und ganz defekt sind. Die Richtigkeit des zu Beweisenden, der qualitativen Chromosomendifferenz, wird nur auf ganz sicheren

Füßen stehen, wenn sich noch zeigen läßt, in welchem Verhältnis die verschieden beschädigten Larven zu erwarten sind und daß die Wirklichkeit diesen Erwartungen entspricht. Boveri machte es so, daß er sich entsprechend den 108 Chromosomen, die nach der Längsspaltung der 3 × 18 im Ei vorhanden sind, 108 Kugeln mit je sechsmal den Zahlen 1—18 herstellte, sie auf eine runde Platte warf und mit einem darüber gelegten Holzkreuz ganz nach Zufall in vier Portionen teilte und dann auszählte, in welchem Viertel sämtliche Zahlen von 1—18 vorhanden waren und in welchem

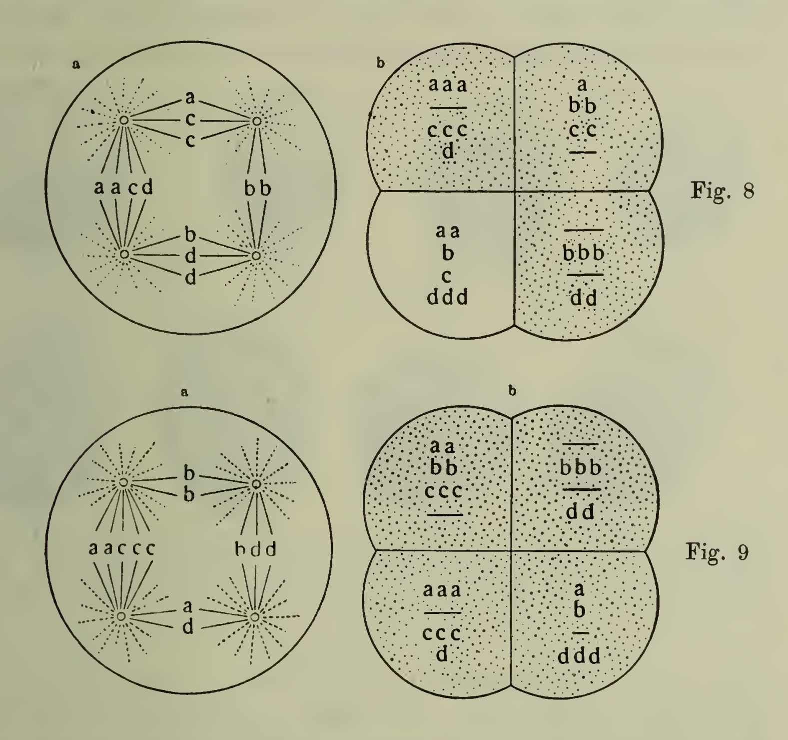


Fig. 8

Fig. 9

nicht. Aus zahlreichen Zählungen ging dann hervor, daß in einem gewissen Prozentsatz der Fälle alle vier Quadranten sämtliche Zahlen enthielten, in anderen nur 3, 2, 1 oder gar keines. Wurden nun die in dem wirklichen Experiment erhaltenen Larven gezählt, so zeigte sich, daß die gefundenen viertel, halb, dreiviertel und ganz kranken in genau dem gleichen Verhältnis auftreten wie in dem Holzkugelversuch die Fälle, in denen keinem, einem, zwei, drei oder allen vier Quadranten bestimmte Kugeln fehlten. Damit ist aber die qualitative Verschiedenartigkeit der Chromosomen bewiesen.

Die Synapsis und Reduktionsteilung.

Und nun zu der anderen Frage, ob nicht bei der Entfernung der halben Chromosomenzahl die Erbmasse eine Beeinträchtigung erfährt. Wir hörten, daß eine jede befruchtungsbedürftige Geschlechtszelle, Ei oder Samenzelle tierischer oder pflanzlicher Natur (im Pflanzenreich sind vielfach die hier behandelten Prozesse durch den eigenartigen Generationswechsel nicht direkt mit der Geschlechtszellenbildung verknüpft, was aber keine prinzipielle Änderung bedingt), bevor sie befruchtungsfähig wird, eine zweimalige Teilung erfährt. Diese Reifeteilungen sind es, die auf das engste mit der Halbierung der Chromosomenzahl zusammenhängen und auf sie muß sich

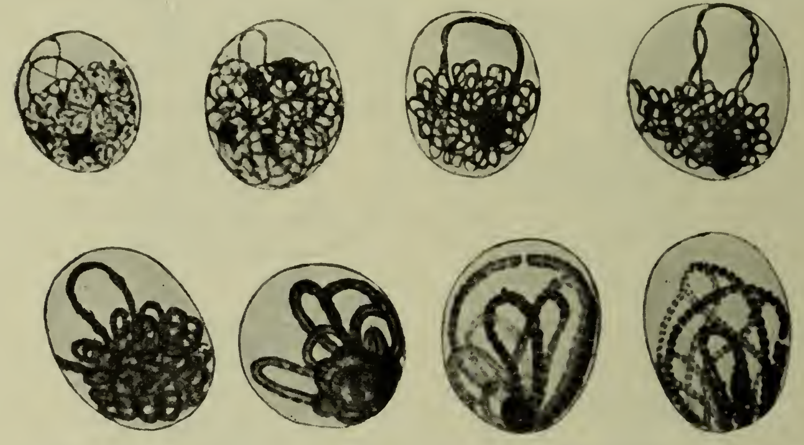


Fig. 10. Einige Stadien der Veränderung der Kernsubstanz während der synaptischen Phänomene mit dem Resultat, daß schließlich die halbe Zahl doppelwertiger Schleifen im Kern vorhanden ist. Nach Schellenberg aus Goldschmidt.

daher die Aufmerksamkeit konzentrieren, wenn obige Frage beantwortet werden soll. Nun zeigte es sich, daß aber bereits im Beginn dieser Teilungen in der mitotischen Figur nur die Hälfte der der Art zukommenden Chromatinelemente sichtbar war; die Elemente unterschieden sich allerdings deutlich von gewöhnlichen Chromosomen durch den Aufbau aus mehreren Teilstücken; man nennt sie wegen einer besonders typisch auftretenden Vierteilung Tetraden. Ihre Entstehung muß somit zuerst klar sein, ehe ihre Verteilung bei den Reifeteilungen verstanden werden kann. Wurde nun das Verhalten der Chromosomen der Geschlechtszellen soweit zurückverfolgt, bis man an dem Punkt ankam, an dem sie soeben aus der letzten Teilung der Urgeschlechtszellen hervorgegangen waren

— es folgt also bis zur Reifeteilung keine weitere Teilung mehr, der Zwischenraum der Entwicklung wird vielmehr durch das Wachstumsstadium der Geschlechtszellen ausgefüllt —, so fand man stets, daß im Kern eine Reihe von absonderlichen Veränderungen des Chromatins vorgingen. Sie beginnen mit einer dichten Aufwickelung des Chromatinfadens, die man Synapsis nennt, auf die Umwandlungen folgen, die besonders markant im Bouquetstadium erscheinen, in dem die einzelnen Schleifen, in die sich nach der Synapsis der Faden auflöst, zu einem Kernpol orientiert erscheinen. Und als Schluß der synaptischen Phänomene, wie man auch die ganze Periode nennt, aus der sich einige Stadien in Fig. 10 reproduziert finden, erscheint dann zum ersten Mal im Kern die halbe, reduzierte Zahl der Chromosomen in Tetradenform. Kein Zweifel, daß hier während der Synapsis die Halbierung der Chromosomenzahl zur Halbzahl von Tetraden stattfinden muß.

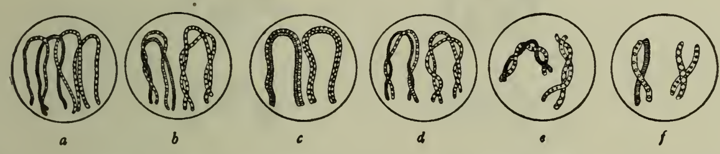


Fig. 11. Schema einer Interpretation der Pseudoreduktion der Chromosomen. Nach Grégoire aus Goldschmidt.

Über die Art, wie dies geschieht, gehen die Meinungen auseinander. Wenn wir uns der einfachsten Auffassung hier der leichteren Darstellbarkeit halber anschließen — in diesen nur einleitenden Auseinandersetzungen können wir ja darauf verzichten, strittige Punkte zu erörtern[1]) — so ereignet sich der Vorgang der Tetradenbildung, die Pseudoreduktion, in der Tat, wie es nebenstehendes Schema Fig. 11 wiedergibt. Es sind 4 verschiedene Chromosomenschleifen angenommen, die durch verschiedene Schraffierung unterschieden sind. Diese legen sich, wie b zeigt, paarweise parallel aneinander, konjugieren, so daß dann die im Bouquetstadium vorhandenen verdoppelten Chromosomenschleifen aus zwei eng miteinander verbundenen Einzelchromosomen bestehen, wie

[1]) Die gesamte zoologische und botanische Literatur über die Reifeteilungen und die synaptischen Phänomene findet sich diskutiert bei Grégoire, V., Les cinèses de maturation dans les deux règnes, La Cellule v. 26, 1910. Später erschienene Literatur bei Häcker, V., Allgemeine Vererbungslehre, II. Aufl. 1912. Ferner: Vejdovsky, F., Zum Problem der Vererbungsträger, K. Böhm, Ges. Wiss., Prag 1911/12.

Fig. e zeigt. Die weiteren Umwandlungen d—f bestehen nur in charakteristischen Verkürzungen, die schließlich zu den verschiedenartig gestalteten Tetraden der Reifeteilung führen. Die Pseudoreduktion während der Synapsis besteht also darin, daß sich je zwei Chromosomen vereinigen. Jede Tetrade, die in die Reife-

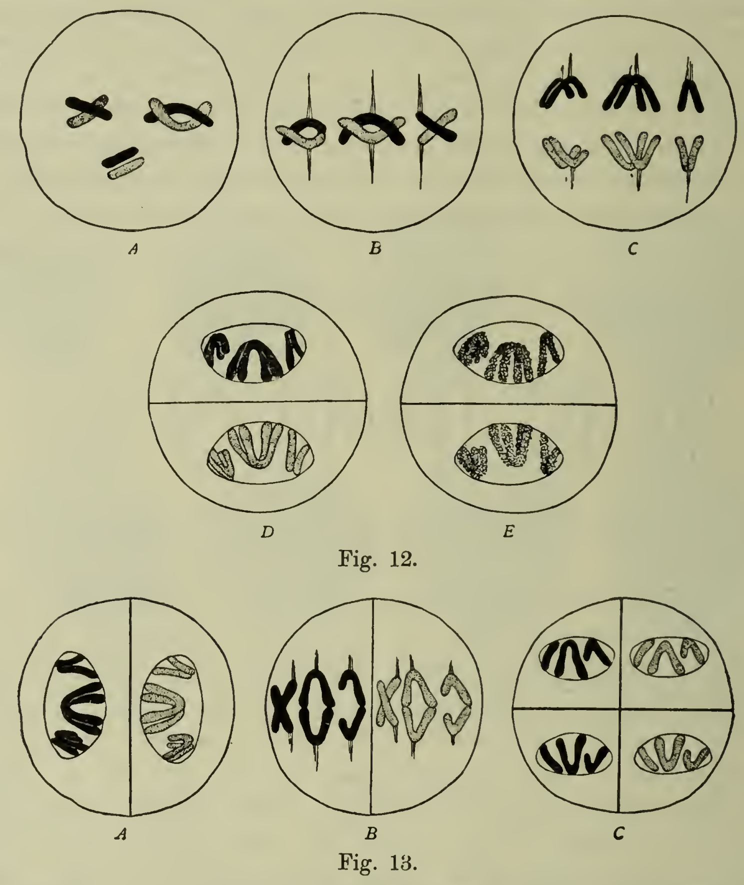


Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 12 u. 13. 8 aufeinanderfolgende Stadien der beiden Reifeteilungen. Normalzahl 6 Chromosomen, von denen 3 schwarz und 3 punktiert gezeichnet sind. Weiteres im Text. Nach Grégoire aus Goldschmidt.

teilung eintritt, besteht also, welches auch ihre Form sei, aus zwei ganzen vereinigten Chromosomen. Es sind also im Beginn der Reifeteilung noch alle Chromosomen in den Geschlechtszellen vorhanden, aber sie sind paarweise zur halben Zahl von Chromatinelementen, den Tetraden, vereinigt. Und jetzt sind wir vorbereitet zu erfahren, was in den Reifeteilungen geschieht: Das Wesen der

Reifeteilungen besteht darin, daß in einer von beiden die paarweise miteinander vereinigten ganzen Chromosomen voneinander getrennt werden, so daß jetzt jede Tochterzelle nicht nur die halbe Zahl von Chromatinelementen, sondern auch die halbe Zahl der vorhandenen Chromosomen besitzt.

Fig. 12 A—E und 13 A—C gibt den Verlauf der zwei Reifeteilungen in einem Schema wieder, das sich ebenso gut auf tierische Samenzellen als auf pflanzliche Pollenkörner beziehen kann. Bei den Eizellen ist die Reifung im Prinzip ebenso und nur im Detail insofern verschieden, daß von den 4 entstehenden Zellen 3 winzig klein sind und als sogenannte Richtungskörper nicht mehr befruchtungsfähig sind, wie aus der Fig. 2 S. 85 zu erkennen ist. Es ist in nebenstehendem Schema angenommen, daß die Normalzahl der Chromosomen sechs beträgt. In der reifefähigen Geschlechtszelle finden sich somit 3 Chromatinelemente, von denen jedes aus zwei Chromosomen, einem schwarzen und einem punktierten zusammengesetzt ist. Es ist hier nun angenommen, daß die erste der beiden Reifeteilungen diejenige ist, in der die ganzen Chromosomen voneinander entfernt werden, die Reduktionsteilung. In B sieht man die Chromatinelemente in der Äquatorialplatte der (nur angedeuteten) Teilungsfigur eingestellt. In C weichen aber zu jedem Teilungspol entweder schwarze oder punktierte Chromosomen. Daß hier nun ein jedes bereits wieder doppelt erscheint, ist eine unwesentliche Besonderheit: die Teilung der Chromosome für die zweite Reifeteilung wird so früh schon angedeutet; in vielen Fällen geschieht das sogar schon auf dem Stadium A. Die beiden aus der ersten Reifeteilung hervorgegangenen Zellen haben somit jede (D) die Hälfte der (längsgespalten erscheinenden) Chromosomen, jede drei von den sechs Chromosomen, die den Zellen sonst typisch zukämen. Fig. 13 A, B, C zeigt dann den Verlauf der zweiten Reifeteilung. Sie geht wie eine gewöhnliche Zellteilung vor sich, bei der die einzelnen Chromosomen der Länge nach halbiert werden, was ja schon vorher in der Verdoppelung in Fig. 12 C angedeutet war. Diese sogenannte Äquationsteilung, deren Bedeutung übrigens bei dieser Darstellungsweise gänzlich unklar ist, hat für die weiteren Betrachtungen keine Bedeutung. Das gesamte Interesse konzentriert sich auf die Reduktionsteilung, bei der die ganzen Chromosomen auf zwei Zellen verteilt werden.

Im Schema ist es nun so dargestellt worden, daß die eine Zelle alle schwarzen, die andere alle punktierten Chromosome

erhielt. Aber das führt zu der Frage, ob es denn gleichgiltig ist, in welcher Weise die Verteilung erfolgt. Die Antwort können wir bereits auf Grund dessen geben, was wir oben erfuhren. Wir hörten, daß Boveri der Beweis gelungen ist, daß die verschiedenen Chromosomen einer Zelle verschiedene Qualität haben. Wir wissen ferner, daß die Samenzelle mit ihrer Chromosomenhälfte die gleichen Eigenschaften zu übertragen imstande ist, wie die Eizelle mit der ihrigen. Denn bei der Bastardierung ist es meist gänzlich gleichgiltig, welche von den Elternformen der Vater resp. die Mutter ist. Aber auch jede reife Geschlechtszelle muß allein in ihrer Chromosomenhälfte sämtliche Eigenschaften vertreten besitzen. Denn aus einem Seeigelei entsteht bei künstlicher Parthenogenese der gleiche Seeigel wie aus dem befruchteten Ei, und ein kernloses Seeigeleifragment, das befruchtet wird, also nur den Samenkern enthält (sozusagen männliche Parthenogenese) gibt ebenfalls eine richtige Seeigellarve, obwohl in beiden Fällen die Larve nur die halbe, also reduzierte Chromosomenzahl besitzt. Es muß also der reife Ei- wie Samenkern sämtliche Chromosomenarten, eine ganze „Chromosomengarnitur“ (Heider) besitzen. Das befruchtete Ei muß somit jede Chromosomenart zweimal enthalten, nämlich einmal mütterlicher, einmal väterlicher Herkunft. Wenn sich also die Geschlechtszellen der kommenden Generation bilden, müssen sie ebenfalls zur Hälfte väterliche, zur Hälfte mütterliche Chromosomen enthalten, die ihnen im Lauf der Zellgenerationen vom Ei her durch die ganze Entwicklung hindurch — die Keimbahn! — überliefert wurden. In der Synapsis vereinigen sich aber die Chromosomen paarweise; in der Reduktionsteilung werden die Paare auf zwei Zellen verteilt; jede der Zellen besitzt wieder alle Chromosomenarten, die vor der Reifung doppelt vorhanden waren; von diesen stammte die Hälfte von dem Vater, die Hälfte von der Mutter: Folglich können die beiden Chromosomen, die sich in der Synapsis vereinigten, nur je ein väterliches und je ein mütterliches Chromosom der gleichen Qualität gewesen sein!

Nun gibt es Objekte, bei denen die Verschiedenheit der Chromosomen nicht nur in mühsamem Experiment erschlossen werden kann, wo sie vielmehr dem Auge sichtbar ist. Nebenstehende Fig. 14 gibt den Chromosomenbestand einer Wanze wieder, der deutlich die verschiedene Größe und Form der einzelnen Chromosomen zeigt und die Photographie Fig. 15 zeigt von einem anderen Objekt, daß derartige Zeichnungen wirklich naturgetreu sind. Und

in solchen Fällen wurde nun des öfteren festgestellt, daß jede Größenart von Chromosomen zweimal vorhanden ist. In der Abbildung sind sie durch gleiche Nummern gekennzeichnet. Nach der Pseudoreduktion in der Synapsis sind aber, wie wir wissen, die Chromosomen paarweise zu Doppelelementen vereinigt, die nun wieder alle jene Chromosomengrößen aufweisen. Es haben sich somit je zwei gleichartige Chromosomen vereinigt. Nach dem vorhin ausgeführten können dies aber nur je ein vom Vater und der Mutter stammendes gewesen sein. Da nun in der Reduktionsteilung die Chromosomenpaare voneinander getrennt werden, so ist damit auch gesagt, daß diese Teilung väterliche und mütterliche Chromosomen trennt; der ganze Prozeß ist nochmals schematisch in nebenstehender Fig. 16 erläutert, in der väterliche und mütterliche Elemente schwarz resp. weiß gezeichnet sind.

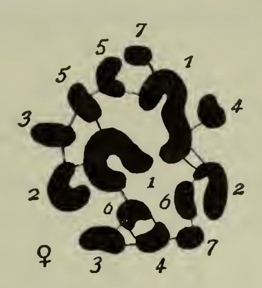


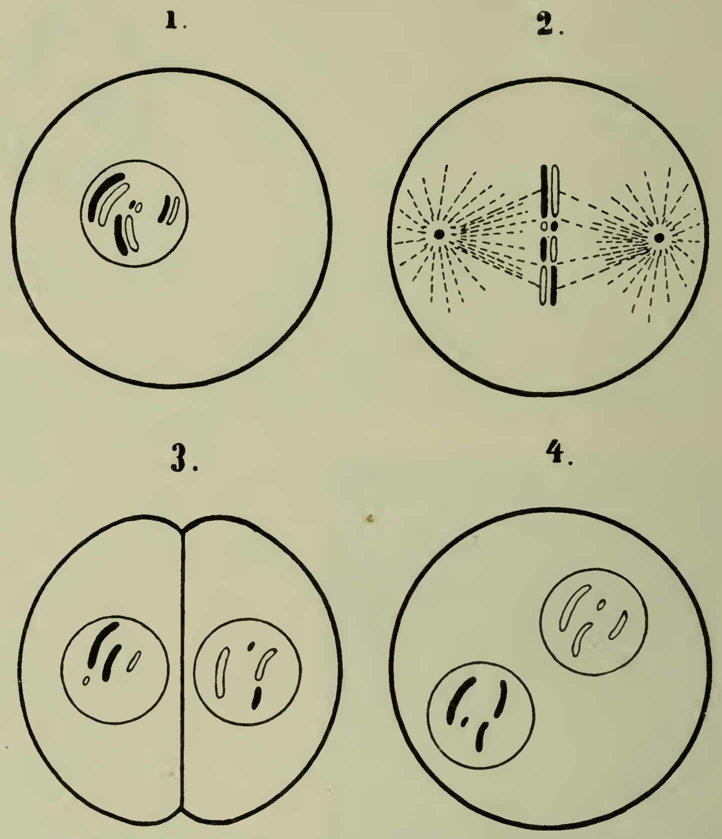
Fig. 14. Chromosomenbestand einer Wanze.
Jede Sorte ist zweimal vertreten. Nach Wilson.

Fig. 15. Photogramm des Chromosomenbestandes einer Heuschrecke.
Die beiden ganz großen Chromosomen liegen tiefer, der Partner des ganz kleinen in der Mitte, wird in der Photographie von einem andern verdeckt. Präparat von Dr. Buchner.

Chromosomen- und Mendelspaltung.

Wie Ihnen nun Correns ausführlich auseinandersetzte, besteht der größte Fortschritt, den die Erforschung des Geschlechtsproblems in der Neuzeit verzeichnen konnte, in der engen Verknüpfung mit den Mendelschen Vererbungsgesetzen. Es ist eine der überraschendsten Tatsachen der Zellforschung aber die, daß sie vermochte einesteils eine hochinteressante Parallele zwischen Chromosomenverhältnissen und Mendelschen Gesetzen herzustellen und dann von der gleichen Seite her die Brücke zum Geschlechtsproblem zu schlagen. Führen wir uns daher zunächst kurz jene chromosomale Betrachtungsweise der Bastard-

gesetze vor[1]). Angenommen, die Chromosomen sind die Träger der mendelnden Eigenschaften, und angenommen ein Chromosom bedinge eine Einzeleigenschaft, dann können wir uns in folgender Weise ab-



Fig, 16. Schematische Darstellung des Verhaltens väterlicher und mütterlicher Chromosomen bei der Reifeteilung.

4. Die befruchtete Eizelle: im Eikern die mütterlichen Chromosomen von 4 verschiedenen Größen (weiß), im Samenkern die entsprechenden väterlichen (schwarz), 1. Die Konjugation der Chromosomen in der Synapsis, 2. Die Reifespindel, 3. Die reifen Geschlechtszellen. Aus Goldschmidt.

[1]) Diese Parallele wurde zuerst von Sutton und Boveri durchgeführt. Siehe: Sutton, W. S., On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna, Biol. Bull. 4. 1902. Ders., The chromosomes in Heredity, ibid. Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904. Heider, K., Vererbung und Chromosomen, Jena 1906. Ziegler, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905. Grégoire, V., Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'Hérédité mendélienne, Ann. Soc. R. Zool. Malacal., Belgique 42. 1907 und die zitierten Lehrbücher von Häcker, Goldschmidt, Baur.

leiten, was mit den betreffenden Chromosomen bei einer Bastardierung geschieht. Angenommen die Normalzahl bei den Bastardeltern sei 8 Chromosome, so haben ihre Geschlechtszellen als reduzierte Zahl 4. Nehmen wir nun an, von diesen vieren bedinge eines bei der Bastardmutter ein schwarzes Fell. Wir können dann die drei Chromosome der reifen Eizelle, die zu den anderen Eigenschaften des Tieres gehören, punktiert wiedergeben und das Schwarzfellchromosom schwarz. Der Bastardvater unterscheide sich von der Mutter durch ein weißes Fell und habe dementsprechend außer

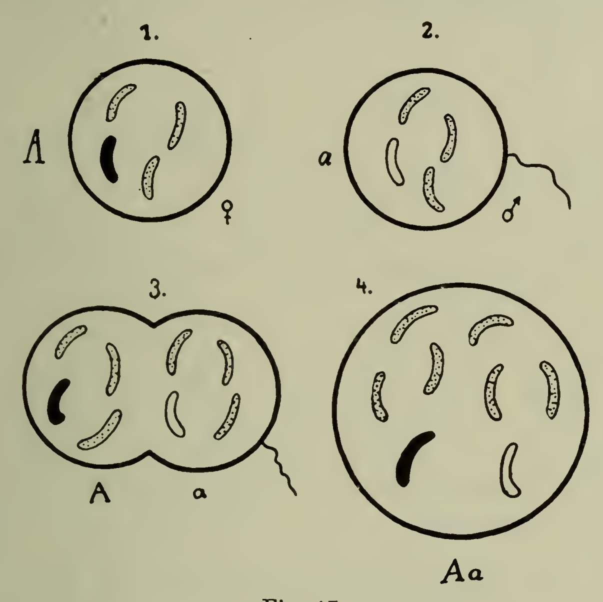


Fig. 17.
1. Eizelle des Bastardelters A, 2. Samenzelle des Bastardelters a, 3. Die Befruchtung, 4. Chromosomenbestand des Bastardes Aa. Aus Goldschmidt.

den drei punktierten ein weißes Chromosom. Die Geschlechtszellen der Elterngeneration sehen dann so aus, wie es Fig. 17 1, 2 zeigt. 3 gibt deren Vereinigung bei der Befruchtung wieder und 4 zeigt den Chromosomenbestand des Bastards in F_1. Fig. 18 stellt nun dar, wie in diesem Bastard die Reifung der Geschlechtszellen verlaufen muß. In der Synapsis vereinigen sich die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise. Es kommen somit drei punktierte Paare zusammen und natürlich auch das schwarze Fellfarbechromosom mit dem weißen Vertreter der entsprechenden Eigenschaft (a). So treten nun die Chromosomenpaare in die Reduktionsteilung ein (b) und werden dort auseinander-

geteilt, so daß jede Tochterzelle drei punktierte Chromosomen erhält, die eine aber dazu ein schwarzes, die andere ein weißes (c). Da aber die zweite Reifeteilung, die eine gewöhnliche Zellteilung darstellt, an dieser Verteilung nichts mehr ändert, so ist das Endresultat, daß zwei Sorten von Geschlechtszellen entstehen: eine, die in Bezug auf die Fellfarbe nur das schwarze Chromosom, eine, die nur das weiße enthält, d. h. mit anderen Worten nichts anderes

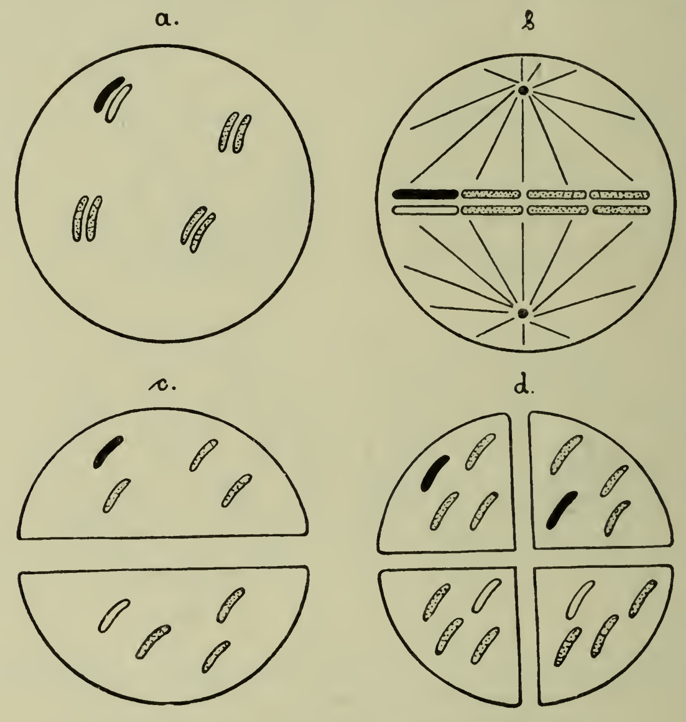


Fig. 18. Reifung der Geschlechtszellen des Bastardes Aa.

a. Das Synapsisstadium, b. Die Reifungsspindel, c. Die beiden reduzierten Geschlechtszellen nach der 1. und d. die 4 Zellen nach der 2. Reifeteilung. Aus Goldschmidt.

als in Bezug auf jene Eigenschaften reine Gameten (d). Es werden also von beiden Geschlechtern in F_1 die zwei Sorten von Gameten gebildet. Bei der Befruchtung zwischen zwei solchen Bastardindividuen können sich somit die Geschlechtszellen auf vier Arten zusammenfinden, wie es Fig. 19 zeigt. Entweder kommen zwei Gameten mit schwarzen Chromosomen zusammen, oder die Samenzelle hat das schwarze, die Eizelle das weiße Chromosom oder das umgekehrte ist der Fall, oder endlich beide kopulierende Gameten

haben das weiße. Nennen wir das schwarze Chromosom aber A, das weiße a, so haben wir hier ganz klar das Mendelsche Spaltungsverhältnis für $F_2 = AA : Aa : aA : aa$.

Anwendung auf die Geschlechtsbestimmung.

Damit haben wir nun in Kürze das Fundament kennen gelernt, auf dem die zytologische Betrachtung des Geschlechtsproblems aufgebaut werden kann. Erinnern wir uns nunmehr an das, was Correns in seinem Vortrag über die Möglichkeit einer einfachen mendelistischen Interpretation der Geschlechtsvererbung ausgeführt hat: Von der Tatsache ausgehend, daß die Rückkreuzung eines Bastards mit einer der Elternformen eine Nachkommenschaft ergibt, die im Verhältnis von 1 : 1, also zu gleichen Teilen,

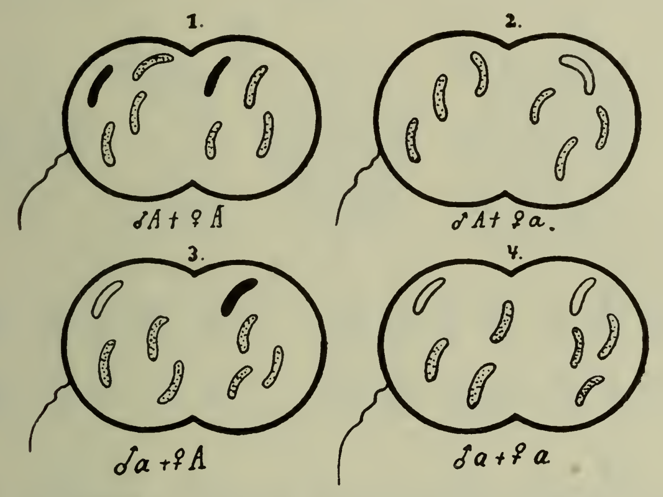


Fig. 19. Die vier Möglichkeiten der Gametenkombinationen in der 2. Bastardgeneration. Aus Goldschmidt.[1])

den Charakterdes Bastards und der Elternform zeigt, wurde deduziert, daß die Geschlechtsvererbung ebenfalls begreiflich wird, wenn man annimmt, daß das eine Geschlecht Bastardnatur hat in bezug auf die Bestimmungsfaktoren des Geschlechts, mit anderem Ausdruck heterozygot ist, das andere dagegen in diesem Punkt rein, homozygot, ist. Übertragen wir diese Anschauung auf die Chromosomen, so könnten wir einem Chromosom ebenso die Eigenschaft männliches oder weibliches Geschlecht zuschreiben, wie oben die Eigenschaft schwarzes oder weißes Fell. Nehmen wir dann an, das männliche Geschlecht sei das Bastardgeschlecht und zeichnen wieder schematisch das Männlichkeitschromosom schwarz, das Weiblichkeitschromosom

[1]) In 2 fehlt versehentlich in der ♂ Gamete das schwarze Chromosom!

weiß, so wäre der Chromosomenbestand der männlichen und weiblichen Zellen so, wie es Fig. 20 zeigt: jede weibliche Zelle besitzt außer den gewöhnlichen Chromosomen noch zwei weiße „Geschlechtschromosomen", jede männliche Zelle aber ein schwarzes und ein weißes. Nach unseren obigen Ausführungen werden nun in der Reduktionsteilung die homologen Chromosomen getrennt. Das weib-

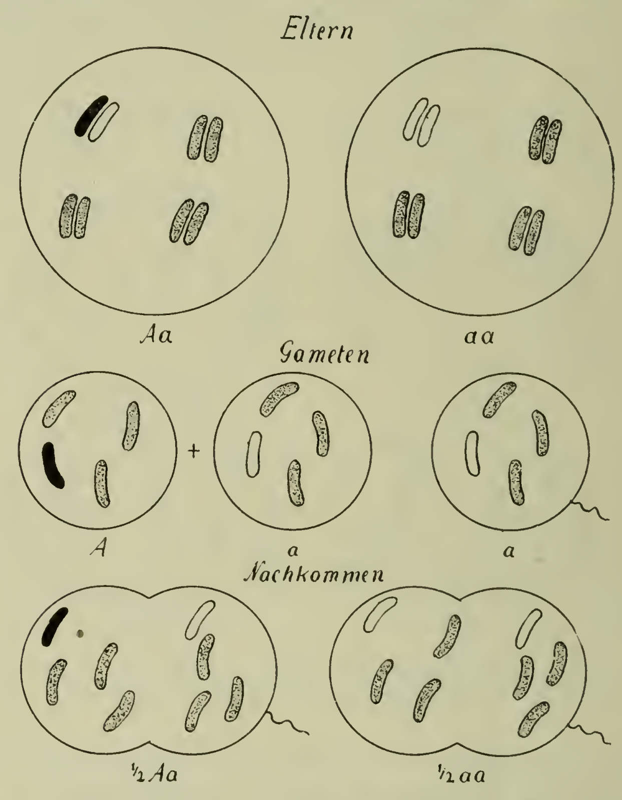


Fig. 20. Verhalten der Chromosomen bei der Rückkreuzung eines Bastards mit einem der Eltern.

liche Geschlecht bildet somit ausschließlich reife Geschlechtszellen mit einem weißen Chromosom, das männliche Bastardgeschlecht aber muß zweierlei Samenzellen liefern, solche mit einem schwarzen und solche mit einem weißen Chromosom. Aus der Befruchtung entstehen dann wieder, je nachdem welche Samenzelle ein Ei befruchtet, Individuen mit nur weißen Chromosomen, also Weibchen, oder solche mit einem schwarzen und einem weißen, also Männchen.

Und nun erhebt sich die Frage, ob zugunsten einer solchen Interpretation irgendwelche morphologischen Tatsachen beigebracht werden können. Wir haben in den schematischen Figuren das in Betracht kommende Chromosomenpaar schwarz und weiß gezeichnet, ebenso wie bei den Fällen der Bastardierung. Ganz entsprechend könnte die einzige Möglichkeit eines morphologischen Nachweises der Richtigkeit jener Anschauungen nur darin gegeben sein, daß ein solches Chromosomenpaar irgendwelche sichtbaren und typischen Differenzen aufwiese. Bei mendelnden Bastarden ist das nun bisher noch nie gelungen und es ist auch fraglich,

Die Geschlechts-chromosomen.

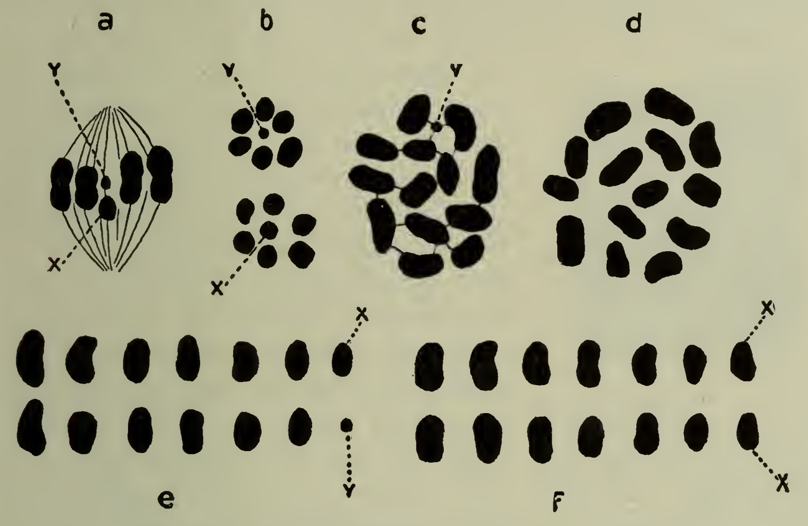


Fig. 21. Chromosomengarnitur der Wanze Lygaeus.
e die männliche, f die weibliche Garnitur, a die Chromosomen in der Reduktionsteilung der Samenzellen, b die Tochterplatten dieser Teilung, c die Garnitur einer ♂, d einer ♀-Zelle in natürlicher Lage. Nach Wilson.

ob es je gelingen wird. Denn in der überwältigenden Mehrzahl der Fälle ist die Chromosomengarnitur bei Formen, die einander sehr nahestehen — und nur solche dienen zu erfolgreichen Mendelversuchen —, völlig identisch. Wenn aber die grundlegende Erklärung der Geschlechtsvererbung aus den Bastardierungsgesetzen richtig ist, dann sollte man erwarten, daß, wenn überhaupt irgendwo, so bei der Geschlechtsvererbung ein Erfolg möglich sein müßte: denn da dann eine jede zweigeschlechtige Fortpflanzung eine Rückkreuzung ist und die Differenz der Geschlechter in ihrer Gesamtheit einen außerordentlich umfangreichen Komplex von Erscheinungen bedeutet, so müßte in diesem Punkt quantitativ die

günstigste Chance für ein positives Resultat liegen. Und in der Tat wurde ein solches erreicht. Bleiben wir im folgenden im logischen Gang unserer Darstellung ohne Rücksicht auf die historische Entwicklung unserer Kenntnisse, die ganz anders verlief.

Der Lygaeustypus. Umstehende Fig. 21 zeigt in einfachen Umrißzeichnungen die Chromosomengarnituren einer Wanze Lygaeus turcicus und zwar ist c die Garnitur einer männlichen Zelle, d die einer weiblichen. In e sind die ersteren, in f die letzteren nochmals herausgezeichnet und nach homologen Paaren angeordnet und da erkennt man auf den ersten Blick, daß dem letzten nichts Besonderes zeigenden Paar XX des Weibchens ein ungleich großes Paar XY des Männchens entspricht. Da haben wir also beim Männchen ein Chromosomenpaar, das sich nicht nur wie in obigen Schemen als schwarz und weiß theoretisch unterscheiden läßt, sondern an dem man eine Verschiedenheit wirklich sieht. Dies Paar aber verhält sich in Wirklichkeit genau so, wie wir es oben für die Rückkreuzung im Schema dargestellt haben: In der Synapsis des Männchens konjugiert das große X- mit dem kleinen Y-Chromosom und dies ungleiche Paar tritt dann auf das deutlichste hervor, wie das Photogramm Fig. 22 zeigt. In der Reduktionsteilung muß es dann ebenso, wie wir es oben für das schwarze und weiße postulierten, so verteilt werden, daß eine Zelle das große X, die andere das kleine Y-Element erhält, wie es in Fig. 21, a und b dargestellt ist. Es gibt also dann zweierlei Spermatozoen in bezug auf ihren Chromosomenbestand; solche, die außer der übrigen identischen Garnitur ein X-Element besitzen und solche, die ein Y-Element enthalten. Da die weiblichen Zellen eine ganz normale Doppelgarnitur enthalten, so ergibt auch die Reduktion eine normale Garnitur, die in allen Eiern gleich ist und aus einem X-Element und den übrigen Chromosomen besteht. Es ist nun klar, daß die Befruchtung ganz analog unserem obigen Rückkreuzungsschema (Fig. 20) verläuft, wobei das Y-Element dem schwarzen Chromosom entspricht und je nachdem welche Spermien befruchten, be-

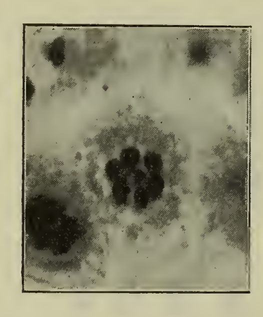


Fig. 22. Photogramm des Chromosomenbestandes von Lygaeus vor d. Reifeteilung. Außen 6 Doppelchromosomen, innen das große X- und das kleine Y-Chromosom. Präparat von Dr. Buchner.

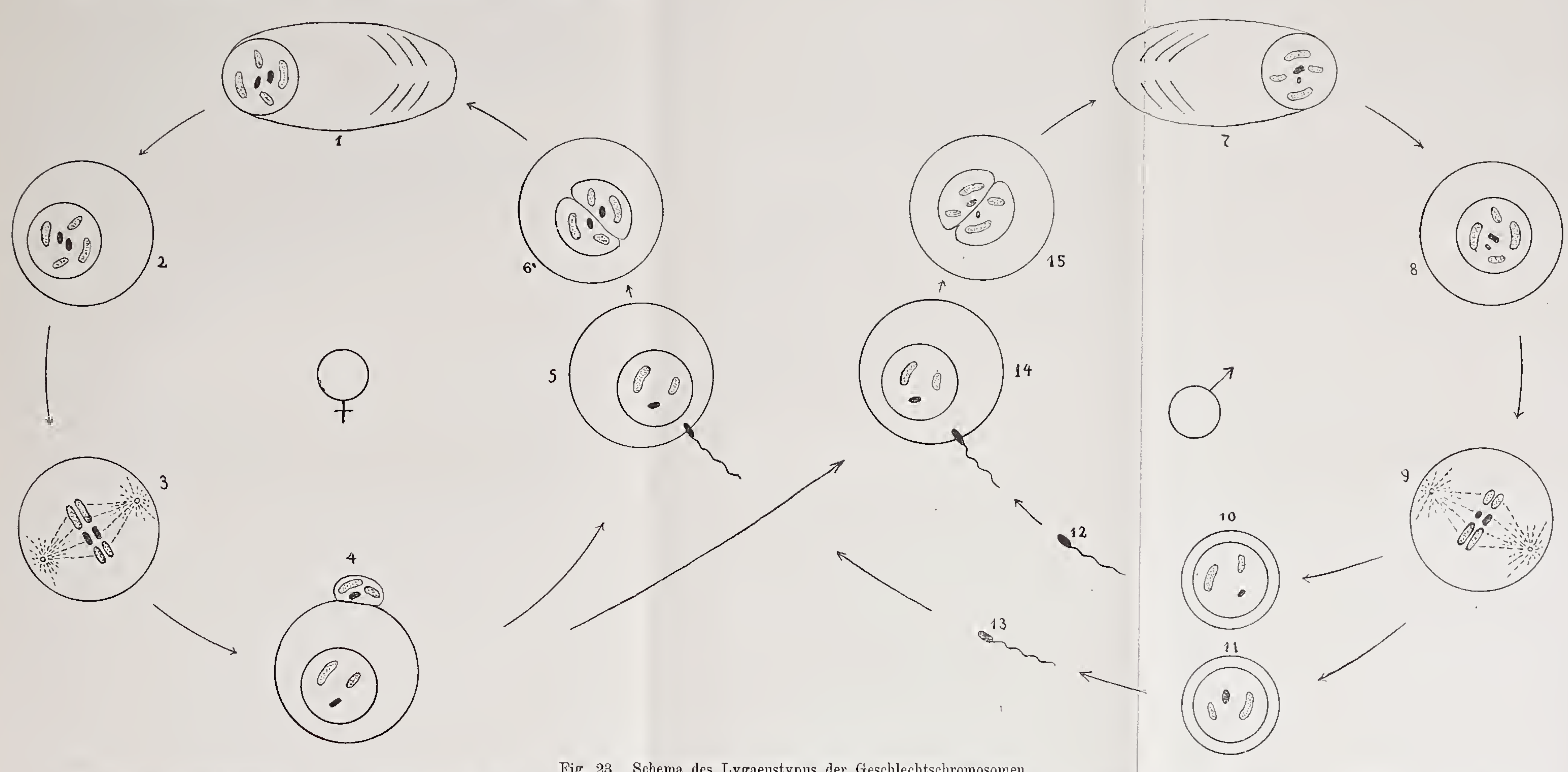


Fig. 23. Schema des Lygaeustypus der Geschlechtschromosomen.

1 Weibliches Tier, 2 Unreife Eizelle, 3 Die Reduktionsteilung, 4 Die reife Eizelle, 5 Besamung mit dem ♀-bestimmenden Spermatozoon, 6 Das befruchtete Weibchenei, 7 männliches Tier, 8 Ursamenzelle, 9 Reifeteilung, 10 ♂-bestimmende, 11 ♀-bestimmende Spermatide, 12 u. 13 Desgl. Spermatozoon, 14 Besamung mit dem ♂-bestimmenden Spermatozoon, 15 Das befruchtete ♂-Ei.

fruchtete Eier und also auch Individuen entstehen, welche außer der übrigen Doppelgarnitur zwei X-Elemente haben, und zur anderen Hälfte solche, denen ein X- und ein Y-Element zukommt. Da sich ersteres aber als die weibliche Chromosomendotierung, letzteres als die männliche erwiesen hatte, so ist der Schluß naheliegend, daß hier wirklich die morphologischen Grundlagen der Geschlechtsvererbung aufgedeckt sind: das Y-Element wäre der Träger der männlichen Geschlechtseigenschaften, das X-Element das der weiblichen, so daß in der Tat sichtbar das weibliche Geschlecht homozygot weiblich-weiblich (X-X) wäre, das männliche aber heterozygot männlich-weiblich (Y-X). In Fig. 23 ist dieser ganze Chromosomenzyklus in einem übersichtlichen Schema zusammengestellt.

Wäre dieser Fall des Lygaeus nun der typische, so wäre das Problem gelöst und das Bild nur noch im einzelnen zu ergänzen. Leider ist das aber nicht der Fall, eine Tatsache, die viele Forscher dazu geführt hat — ich selbst gehörte früher zu ihnen — anzunehmen, daß die mit der Vererbung des Geschlechts zusammenhängenden zellulären Befunde mit den im Experiment gefundenen Resultaten nicht zusammenzubringen sind. Diese entscheidende Schwierigkeit besteht aber darin, daß in zahlreichen Fällen das Y-Chromosom ganz fehlt, im männlichen Geschlecht also das X-Chromosom keinen Partner hat. Im Y-Chromosom sollte aber doch der Männlichkeitsfaktor sitzen, der ja nun gleich Null wäre. Das geht nicht und wir scheinen uns somit auf einem falschen Weg zu befinden. Trotzdem bestehen aber die genannten und viele weitere zelluläre Tatsachen. Verschaffen wir uns daher, ehe wir weitere Versuche unternehmen die Tatsachen zu deuten, zunächst einen Überblick über die Gesamtheit der betreffenden zellulären Befunde und kehren dann erst wieder zu ihrer Interpretation zurück.

Der Protenortypus.

Wir waren, um den Anschluß an die chromosomale Interpretation der Mendelschen Gesetze herzustellen, von dem Lygaeus-Typus der geschlechtsbestimmenden Chromosomen ausgegangen. Nicht dieser ist aber der zuerst entdeckte und auch verbreitetste, sondern jener andere Typ, bei dem das X-Chromosom keinen Partner hat, das männliche Geschlecht somit eine ungerade Chromosomenzahl besitzt. Man nennt ihn auch nach einer der von Wilson studierten Wanzen den Protenortypus[1]). Neuerdings hat

[1]) Die Geschlechtschromosomen wurden zuerst von Henking bei Wanzen gefunden, Paulmier, de Sinéty und Montgomery brachten weiteres Material

sich gezeigt, daß er sich am klarsten bei manchen Nematoden aufzeigen läßt und unter diesen findet sich auch das schönste Objekt, das mir bekannt ist, bei dem sich in absolut einwandfreier Weise die ganze Chromosomengeschichte verfolgen läßt, der von Mulsow[1]) untersuchte Parasit der Forelle Ancyracanthus cystidicola. Fig. 24 illustriert halbschematisch in gleicher Darstellungsweise wie beim Lygäustypus diesen Fall. Der rechte Kreis gibt den weiblichen Zyklus, der linke den männlichen wieder, am Berührungspunkt beider Kreise liegt die Befruchtung. 1 zeigt auf der rechten Seite das weibliche Tier mit einer Ureizelle (im Ovar), die 12 Chromosomen enthält. Die in Wirklichkeit nicht unterscheidbaren beiden X-Elemente sind rot gezeichnet. 2 zeigt die Ovogonie- oder Ureizelle nochmals als Ausgangspunkt der Ovogenese. Zwischen 2 und 3 liegt die Synapsis mit der paarweisen Konjugation der Chromosome, die während der Wachstumsperiode (3) unsichtbar werden und erst zu Beginn der Reifeteilungen sich als 6 zweiwertige, also paarweise vereinigte Elemente wieder zeigen (4). Die erste Reifeteilung (5) entfernt dann aus dem Ei 6 ganze Chromosome in den 1. Richtungskörper, während die 2. Reifeteilung (6) jedes der übrig gebliebenen Chromosome der Länge nach halbiert und die Spalthälften verteilt. In dem reifen Ei (7) findet sich somit die reduzierte Zahl von 6 Chromosomen, dazu aber das rote X-Element, und zwar trifft dies für alle Eier zu. Das männliche Tier aber, Fig. 1 links, besitzt in den Ursamenzellen seines Hodens nur Zellen mit 11 Chromosomen, darunter ein unpaares X-Element (2). Wenn diese nun in der Synapsis konjugieren, erhält das rote X-Chromosom keinen Partner,

bei; das Verdienst, die Beziehung zur Geschlechtsbestimmung erkannt zu haben, gebührt Mc Clung, wenn auch seine Interpretation der Zahlenverhältnisse sich als irrig erwies. Miß Stevens und E. B. Wilson legten dann die Grundlagen unserer jetzigen Anschauungen, die von beiden, vor allem durch die bewundernswerte Einzelarbeit Wilsons weiter ausgebaut wurden. Wilson hat auch die theoretische Verwertung der Tatsachen wesentlich gefördert. Die bereits sehr umfangreiche Spezialliteratur wurde in jüngster Zeit von mehreren Seiten zusammengestellt. Dort ist die Literatur im einzelnen nachzuschlagen, von der hier nur zitiert wird, was im Text besonders erwähnt wird. Die Zusammenfassungen sind: Schleip, W., Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich, Ergebn. Fortschr. Zool. 3. 1902. Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems, Biol. Zentralbl. 32. 1912. Groß, J., Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten, Zool. Jahrb. V. 32. 1912 (Abt. allg. Zool.).

[1]) Mulsow, K., Der Chromosomenzyklus bei Ancyracanthus cystidicola Rud., Arch. f. Zellforschg. 9. 1912.

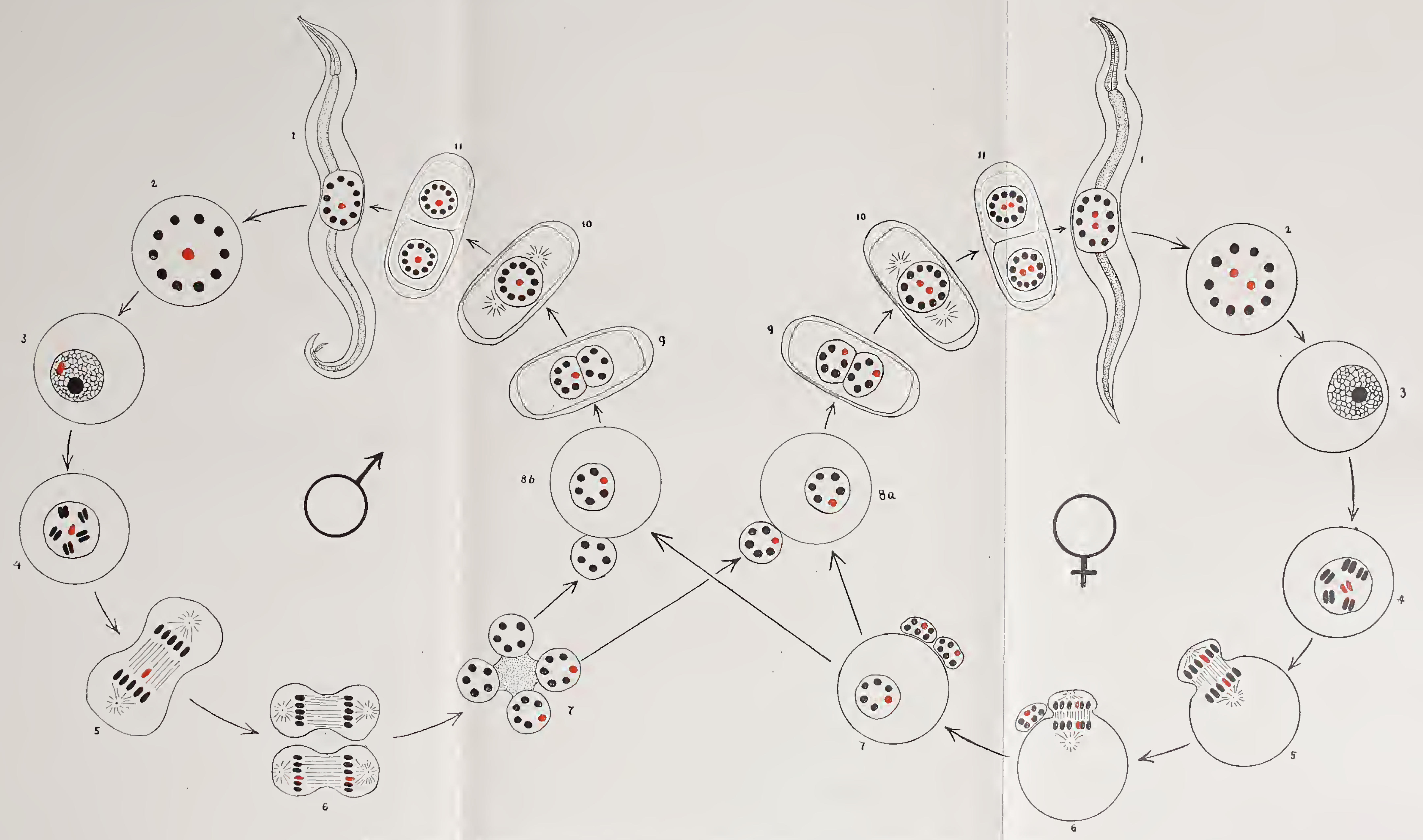


Fig. 24. Schema des Chromosomenzyklus von Ancyracanthus cystidicola. Das X-Chromosom rot. Nach Mulsow.

bleibt einwertig und hier in in der Spermatogenese deutet es diese seine Besonderheit auch noch dadurch an, daß es im folgenden Ruhekern (3) getrennt erhalten bleibt. Für die Vorbereitung zur 1. Reifeteilung stehen somit 5 doppelwertige Elemente zur Verfügung und das einwertige X-Element (4). Die erste Reifeteilung teilt dann die Paarlinge auf die beiden Tochterzellen auseinander, das unpaare X-Element wandert aber ungeteilt zu einem Pol (5), wobei es durch isolierte Lage in der Spindel wieder seine Besonderheit kennzeichnet. (Zum Vergleich sei an dieser Stelle gleich eine Photographie Fig. 25 eingeschaltet, die von einem ganz anderen Objekt, einer Heuschrecke, den ganz analogen Vorgang zeigt,

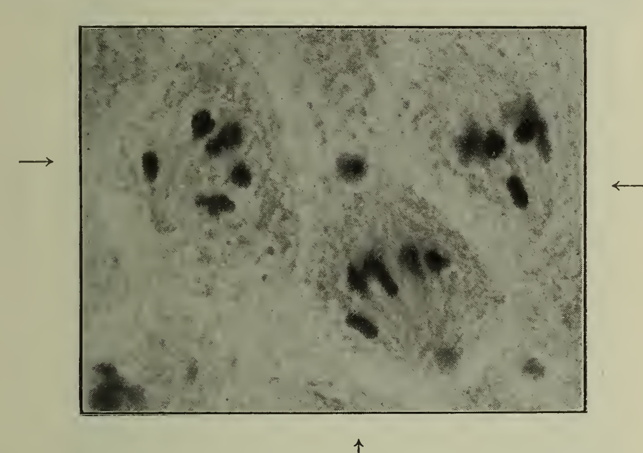


Fig. 25. Drei Samenzellen einer Heuschrecke in der Reifeteilung. Das X-Chromosom (Pfeil!) eilt der Teilung voraus. Präparat von Dr. Buchner.

nämlich wie in der 1. Reifeteilung das X-Chromosom ungeteilt zu einem Pol wandert, was 3 nebeneinanderliegende Zellen gleichzeitig zeigen. Dies Objekt eignet sich durch seine großen Zellen besser zur photographischen Wiedergabe). Es entstehen also 2 Spermatozyten 1. Ordnung, von denen die eine 5 Chromosomen, die andere 6, nämlich 5 gewöhnliche und ein X-Element enthält. Die 2. Reifeteilung (6) läßt dann jede dieser Zellen sich mit einer gewöhnlichen Mitose teilen und so entstehen 4 Spermatiden, von denen zwei 5, und zwei 6 Chromosomen besitzen. Bei diesem schönen Objekt bleiben diese 4 Spermatiden nun durch ein Zytophor verbunden und können in diesem Zustand isoliert werden und zur Herstellung eines so überaus beweisenden Mikrophotogramms dienen, wie es Fig. 26 wiedergibt.

Da nun dieses Objekt auch noch den Vorzug hat, daß die Spermatide sich kaum mehr verändert, bis sie ein befruchtungsfähiges Spermatozoon wird und die Chromosomen auch noch weiterhin sichtbar bleiben, so läßt sich der entscheidende Punkt nun auch beobachten: nämlich daß die Hälfte der Eier von einem Spermatozoon mit 6 Chromosomen = 5 + X befruchtet wird (8a), die andere Hälfte aber von einem solchen mit nur 5 Chromosomen

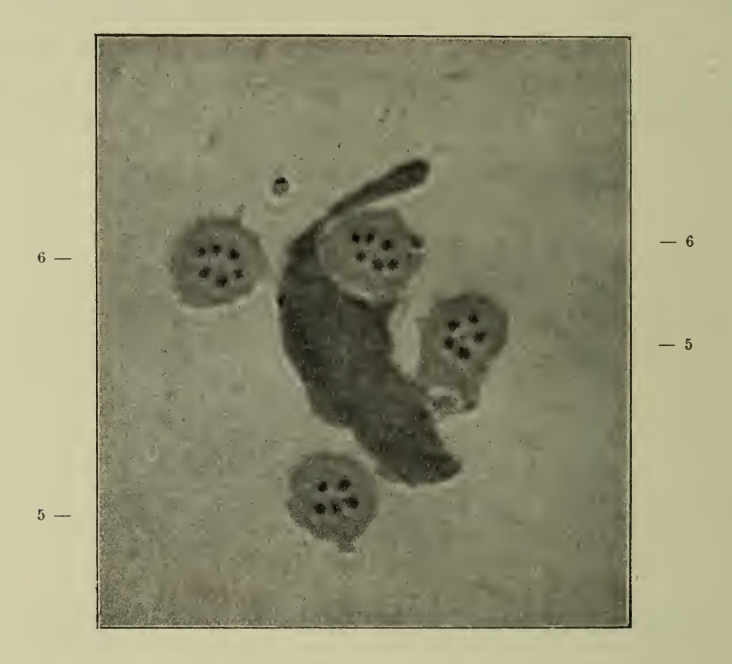


Fig. 26. Photogramm eines Zytophors von Ancyracanthus mit den 4 aus den Reifeteilungen hervorgegangenen Spermatiden: zwei mit 5, zwei mit 6 Chromosomen. (Die Unsauberkeiten sind in der Platte.) Boraxkarmin-Totalpräparat von Dr. Mulsow.

(8b). Da der Eikern in jedem Fall 6 Chromosomen enthält, zeigen die befruchteten Eier im Vorkernstadium (9) wie in der ersten Furchungsspindel (10) und allen weiteren Furchungskernen (11) entweder 12 = (5 + X) + (5 + X) Chromosomen und das gibt eben Weibchen (rechts) oder 11 = (5 + X) + 5 Chromosomen und das gibt die Männchen links. Und da nun gerade bei Nematoden eine ausgesprochene Keimbahn existiert, d. h. die Geschlechtszellen und ihre Chromosomen in ihrer Herkunft aus der sich teilenden Eizelle sich Zellteilung für Zellteilung bis zu den Ur-

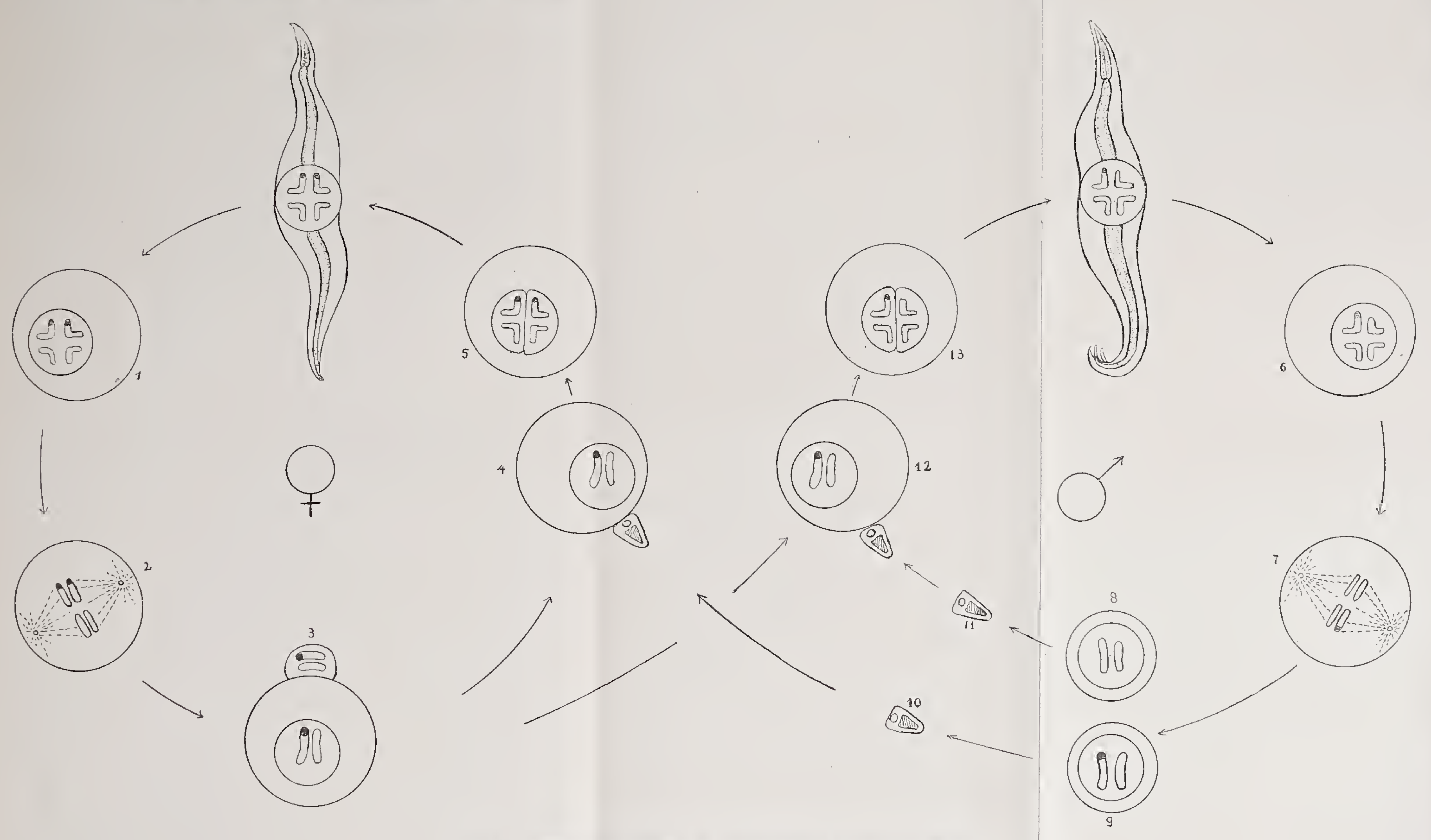


Fig. 27. Schematische Darstellung des Chromosomenzyklus beim Ascaristypus.

geschlechtszellen in den Keimdrüsen hin verfolgen lassen, so ist damit der ganze Chromosomenzyklus geschlossen.

In so eklatanter Weise, wie es Mulsow an diesem Idealobjekt und Gulick[1]) nahezu ebenso bei anderen Nematoden vermochte, läßt sich nun der Chromosomenzyklus weder für den Lygaeus- noch Protenortypus immer verfolgen. Im allgemeinen kennt man nur die Verhältnisse der Spermatogenese mit der Bildung der beiden Spermatozoenarten und die zugehörige weibliche Chromosomengarnitur genau. Nur für einige Wanzen vermochte Morrill[2]) auch Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung einigermaßen zu analysieren. Die Übereinstimmung der Befunde ist eine derartige, daß nur extremster Skeptizismus bezweifeln könnte, daß der Chromosomenzyklus da, wo er nur etappenweise festgestellt ist, nicht genau so verlaufen sollte, wie bei den Nematoden, wo er sozusagen Zelle für Zelle feststeht.

Der Ascaristypus.

Mit diesen 2 Haupttypen ist die Mannigfaltigkeit nun noch nicht erschöpft. Als 3. Typus muß nämlich noch eine Variante dieses Protenortypus aufgeführt werden, die Boveri zuerst bei Ascaris megalocephala fand, und die, ohne prinzipiell von dem eben beschriebenen Typ abzuweichen, doch eine große theoretische Bedeutung beanspruchen darf. Das Wesen dieses Ascaristyps ist das, daß das X-Chromosom in der Regel mit einem der gewöhnlichen 4 Chromosome vereinigt ist und dadurch schwer oder gar nicht zur Beobachtung kommt. Denn es ist selbst hier sehr klein und seine Vereinigung mit einem gewöhnlichen, bei Ascaris sehr langen Chromosom, verändert dieses nicht wesentlich. Scheinbar ist also gar kein X-Chromosom vorhanden: gelegentlich aber, aus unbekannten Ursachen, trennt es sich von seinem gewöhnlichen Partner und erscheint dann als ein kleines besonderes Element, das sich bei den Reifeteilungen genau wie das früher beschriebene X-Chromosom verhält. Fig. 27 gibt eine schematische Darstellung dieses Typus, wobei das mit einem gewöhnlichen Chromosom verschmolzene X-Element schwarz dargestellt ist. Die oben in Fig. 2 S. 81 bereits gegebene Abbildung der Reifeteilungen des Eis dieses Wurms zeigt, daß für gewöhnlich nichts auf Anwesenheit eines solchen Elementes deutet. In Fig. 28 geben wir aber ein

---

[1]) Gulick, A., Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden, Arch. f. Zellforschg., V. 6, 1911.

[2]) Morrill, C. V., The chromosomes in the oogenesis, fertilisation and cleavage of Coreid Hemiptera, Biol. Bull., 19, 1910.

solches Reifungsstadium, entsprechend Nr. 3 in Fig. 2 wieder, bei dem das X-Chromosom getrennt in Erscheinung tritt und sich genau so verhält, wie bei allen Objekten des Protenortypus, d. h. also in alle Eier gelangt, während es bei den Reifeteilungen der Samenzellen nur in eine Hälfte dieser kommt.

Echinustypus und Varianten. Diesen 3 Typen war es gemeinsam, daß stets 2 Sorten von Samenzellen gebildet wurden, die sich durch ihren

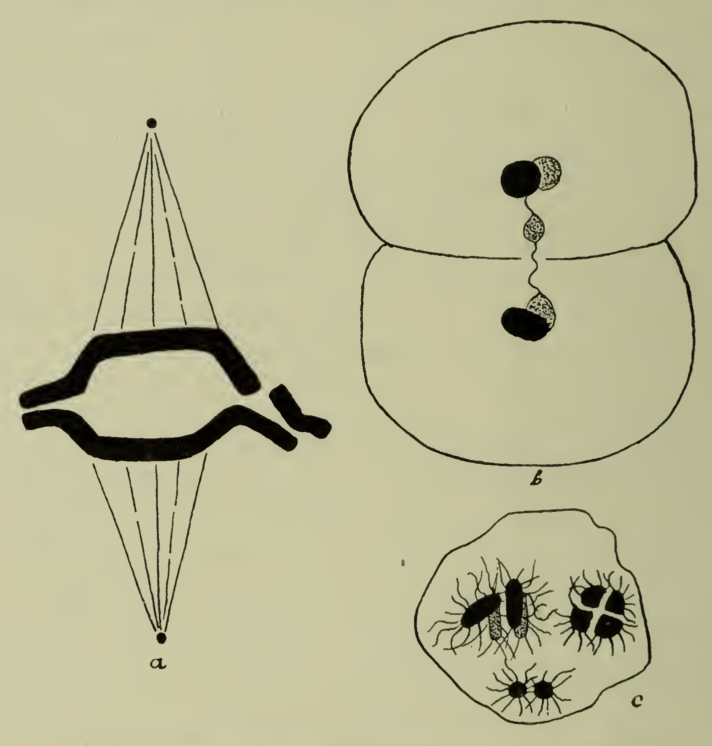


Fig. 28. Reifung der Geschlechtszellen von Ascaris bei abgetrenntem X-Chromosom. a im Ei, b in der Samenzelle, c die Samenzelle vor der Reifung mit 2 gewöhnlichen Tetraden und der Dyade des X-Chromosoms. Nach Boring und Edwards.

Chromosomenbestand unterschieden, derart, daß die mit einem Minus ausgestattete Samenzelle bei der Befruchtung Männchen, die mit einem Plus ausgerüstete Weibchen erzeugen mußte. Das weibliche Individuum bildete also bloß eine Art Geschlechtszellen, war mit einem Terminus Wilsons das monogametische Geschlecht, das männliche Tier aber bildete zweierlei Samenzellen und war somit das heterogametische Geschlecht. Correns hat Ihnen nun schon ausgeführt, wie gewisse Experimentaltatsachen es verlangen an-

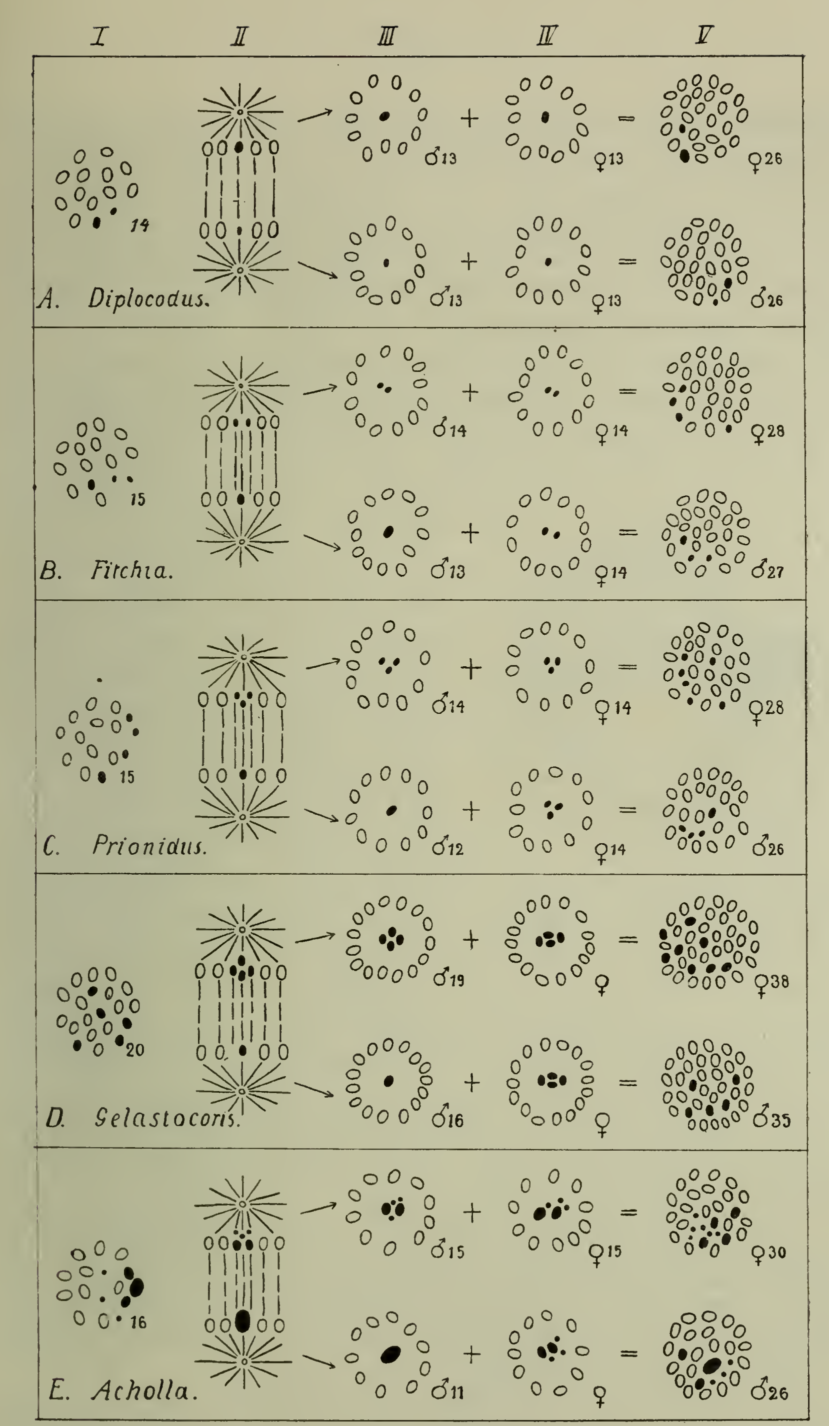


Fig. 29a. 5 verschiedene Typen im Verhalten der Geschlechtschromosomen (schwarz) bei Wanzen.

1. Kolumne (vertikal) ♂ Zelle vor der Synapsis. 2. Kol. die Reduktionsteilung beim ♂. 3. Kol. die zwei Sorten von Samenzellen. 4. Kol. die einerlei Eizellen. 5. Kol. Die resultierenden Individuen. Nach Payne.

zunehmen, daß in manchen Zellen das weibliche Tier zweierlei Gameten bildet, also heterogametisch ist, das Männchen aber monogametisch erscheinen muß. Man hat geglaubt, einen solchen Fall auch zytologisch nachgewiesen zu haben (Baltzers Echinustypus), da er aber durch neuere Untersuchungen wieder schwankend geworden ist[1]), so sei er vor der Hand als noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen betrachtet[2]).

Nur kurz sei noch darauf hingewiesen, daß innerhalb der beiden Haupttypen (Protenor- und Lygaeustyp) noch zahlreiche Varianten beschrieben sind und jedenfalls auch weiterhin noch aufgefunden werden, die, ohne eine prinzipiellle Bedeutung zu haben, in ihrer Mannigfaltigkeit scheinbar Komplikationen darstellen, in Wirklichkeit aber zeigen, wie auch bei aller Einzelverschiedenheit stets das gleiche Prinzip durchgeführt ist: hie digametisches, hie heterogametisches Geschlecht[3]). Diese Varianten sind im großen ganzen quantitativer Natur (Fig. 29): Das X-Chromosom ist riesig groß, ebenso groß wie die gewöhnlichen Chromosomen oder kleiner bis winzig; es ist einfach oder aus Stücken der Länge oder Quere nach zusammengesetzt oder es besteht sogar aus einer ganzen Gruppe von Körperchen, die stets in typischer Weise angeordnet auftreten. Wir können uns eine Einzelbeschrei-



Fig. 29b. Samenzelle einer Heuschrecke mit besonders auffallenden großen X-Chromosomen. Nach de Sinéty.

[1]) Baltzer, F., Die Chromosomen von Strongylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus, Arch. Zellforschg., 2, 1909. Dagegen: Tennent, D. H., A heterochromosome of male origin in Echinoids, Biol. Bull. 21, 1911. Ders., Studies in cytology Journ. exp. Zool. 12, 1912.

[2]) Inzwischen ist es zu meiner Freude meinem Schüler Herrn Seiler gelungen, bei einem Schmetterling, Phragmatobia fuliginosa die weibliche Heterogametie einwandfrei festzustellen (wahrscheinlich auch bei anderen Arten). Da, wie wir später sehen werden, die experimentellen Forschungen gerade bei den Schmetterlingen die weibliche Heterogametie erfordern, ist dies Resultat eine sehr wichtige Bestätigung der Richtigkeit des ganzen Gebäudes.

[3]) Die Kenntnis dieser Varianten wird hauptsächlich Wilson und seinen Schülern verdankt. Siehe Lit. bei Wilson, E. B., The sex chromosomes, Arch. mikr. Anat. 77, 1911 und Schleip, l. c. Ferner zahlreiche Arbeiten von Stevens und Montgomery.

bung all dieser Dinge sparen und auf die betreffende Literatur wie auf die erwähnten Zusammenfassungen verweisen, sie ändern ja nichts am Hauptbild.

An diese elementaren Tatsachen knüpfen sich nun eine Reihe von Fragen, wenn wir uns zunächst nur an die morphologischen Tatsachen halten. Die erste ist natürlich die, wie weit die mitgeteilten Befunde ein Recht auf Allgemeingültigkeit haben. Noch vor wenigen Jahren konnte man sagen, daß es sich vielleicht bloß um Besonderheiten gewisser Insekten handle. Jetzt ist die gleiche Gesetzmäßigkeit für so viele verschiedene Tiergruppen nachgewiesen, denen sich ständig neue Beispiele hinzugesellen, daß an ihrer Allgemeingültigkeit nicht mehr gut gezweifelt werden kann. Nur für das Pflanzenreich fehlen noch völlig wirklich einwandfreie Befunde in dieser Richtung, wenn auch neue Angaben von Nawaschin[1]) auf die Möglichkeit eines Nachweises hindeuten. Mit dieser Feststellung soll nun natürlich nicht gesagt sein, daß bereits alles klar sei; im Gegenteil, es sind noch sehr viele Punkte der Aufklärung bedürftig, wie es besonders von Gross[2]) — unserer Ansicht nach allerdings mit seiner Kritik weit über das Ziel hinausschießend — betont wurde. Doch sind das alles Spezialfragen, wie etwa die Frage, warum nahe verwandte Formen sich im Einzelverhalten des X-Chromosoms so sehr unterscheiden können, was gewisse andere abweichende Chromosomenkomplexe, die sich besonders bei Insekten als Mikrochromosomen und überzählige Chromosomen finden, bedeuten, was das Vorhandensein oder Fehlen des y-Chromosoms besagt, womit das in gewissen Stadien von dem der übrigen Chromosomen abweichende Verhalten der x-Elemente wie Nichtauflösung in der Synapsis, Nachhinken bei der Teilung, Bildung eines eigenen Kernbläschens nach der Teilung, gelegentliche färberische Differenzen und vieles andere, zu bedeuten hat. Diese und manche andere Fragen müssen zweifellos noch gelöst werden, aber das Prinzip scheint doch nunmehr wirklich festzustehen, nämlich, daß ein Geschlecht in bezug auf die Chromosomen heterogametisch, das andere monogametisch ist.

Eine zweite sehr wichtige Frage ist die, ob das Prinzip nicht versagt, wenn es auf kompliziertere Sexualverhältnisse angewandt

---

[1]) Nawaschin, S., Über eine Art der Chromatindiminution bei Tradescantia virginica, Ber. deutsch. bot. Ges. 29, 1911.

[2]) Gross, J., Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung, Zool. Jahrb. 32, 1912 (allg. Abt.).

Anwendung auf Fälle mit Generationswechsel.

werden soll, wie Hermaphroditismus oder gar typischen Wechsel verschiedener Fortpflanzungsarten. Gerade in diesem wichtigen Punkt hat es aber seine Feuerprobe in glänzendster Weise bestanden. Zwei Objekte sind es, die zu durchaus übereinstimmen den Resultaten geführt haben, einerseits Blattläuse und Rebläuse aus den Gattungen Aphis und Phylloxera, sodann der Nematode Angiostomum nigrovenosum[1]). Bei den Blattläusen folgen sich in der Regel zahlreiche parthenogenetische Generationen von ausschließlich Weibchen, dann werden aber plötzlich männliche und weibliche Individuen erzeugt. Aus den befruchteten Eiern solcher Geschlechtsweibchen entstehen dann aber stets nur wieder weibliche Tiere. Dieser Zyklus besitzt seine völlige Parallele in dem Verhalten des Chromatins der Geschlechtszellen. Zunächst steht fest, daß weibliche und männliche Tiere einen differenten Chromosomenbestand haben z. B. bei Aphis saliceti das ♀ 6, das ♂ 5 Chromosomen (Fig. 30 oben). Demnach besteht die reduzierte Zahl beim ♀ aus 3 Chromosomen, beim ♂ aber müssen zwei Sorten von Spermien gebildet werden, solche mit 3 und solche mit 2 Elementen (Fig. 30, 2—4). Kämen diese zur Befruchtung, so müßten zur Hälfte Weibchen, nämlich 3 + 3 und zur Hälfte Männchen, nämlich aus 3 + 2 Chromosomen gebildet werden. Tatsächlich entwickeln sich aber aus befruchteten Eiern nur Weibchen mit 6 Chromosomen. Die Geschichte der Spermatozoen zeigt warum! In der ersten Reifeteilung wird zwar richtig die Verteilung so vorgenommen, daß eine Zelle 3, die andere 2 Chromosomen erhält. Die letztere aber, die somit männchenerzeugende Spermien liefern sollte, ist von Haus aus schon kleiner und geht dann auch zugrunde (Fig. 30, 5), kommt also nie zur Befruchtung und deshalb entstehen eben aus befruchteten Eiern nur Weibchen. Daß aus parthenogenetischen Eiern in der Regel ebenfalls nur Weibchen entstehen, ist zellulär ohne weiteres durch

[1]) von Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden usw., Arch. f. Zellforschg. 3, 1909. Morgan, T. H., A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids, Journ. Exp. Zool. 7, 1909. Ders., The Elimination of the sex-chromosomes from the male-producing eggs of Phylloxerans, Journ. Exp. Zool 12, 1912. Stevens, N. H., A study of the germ-cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae, Journ. exp. Zool. 2. Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus, S. B. Phys. med. Ges. Würzburg 1911. Schleip, W., Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum nigrovenosum, Arch. f. Zellforschg. 7, 1911.

die Tatsache gegeben, daß sie keine Reduktionsteilung erfahren und so immer ihre weibliche Chromosomenzahl beibehalten. Schwieriger ist die Frage, wieso nun trotzdem aus unbefruchteten Eiern der sogen. sexuparen Individuen doch beide Geschlechter hervorgehen können. Sicher ist, daß solche Eier sich auch mit der männlichen oder weiblichen Chromosomenzahl entwickeln: es muß also in den Männcheneiern bei oder vor Beginn der Entwicklung ein Chromosom verschwinden. Wie das geschieht, steht für jene Aphiden noch nicht fest, wohl aber für eine Phylloxera[1]): bei der Bildung des einen Richtungskörpers der parthenogenetischen Männcheneier geht ein Chromosom ganz in den Richtungskörper hinaus, so daß an Stelle der weiblichen Zahl 6 die männliche Zahl von 5 Chromosomen im Ei zurückbleibt (Fig, 30, ♂ Sexupare und ♂ Ei). Es stimmen also die zytologischen Tatsachen, die in Fig. 30 zu einem Schema zusammengestellt sind, in ausgezeichneter Weise mit dem abgeleiteten Prinzip überein.

Und das gleiche gilt für den anderen Fall, den Nematoden Angiostomum nigrovenosum[2]). Bei diesem findet ein regelmäßiger Wechsel zwischen einer getrennt geschlechtlichen, freilebenden und einer zwittrigen, parasitischen Generation statt. Aus den befruchteten Eiern der getrennt geschlechtlichen Form entstehen also stets Zwitter und umgekehrt. Die Weibchen der getrennt geschlechtlichen Generation besitzen 12 Chromosomen, die in den Reifeteilungen auf 6 reduziert werden. Die Männchen haben deren 11, so daß Spermatozoen mit 6 und solche mit 5 Elementen gebildet werden. Die zwittrige Generation enthält aber stets 12 Chromosomen, die Spermien mit 5 Chromosomen sind also nicht zur Befruchtung gelangt. Die Zwitter haben also weibliche Chromosomenzahl und erscheinen auch in ihren äußeren Charakteren als Weibchen. Ihre Eier sind dann auch wieder nach der Reifung mit 6 Chromosomen ausgestattet. In den Ursamenzellen findet sich zwar auch die weibliche Zahl von 12 Chromosomen, aber eines davon zeigt bereits Besonderheiten, aus denen hervorgeht, daß es dem Untergang geweiht ist. Es macht zwar auch die Reifeteilungen mit und kommt sodann in die Hälfte der Spermatiden, wird aber nicht in deren Kern einbezogen und geht zugrunde, so daß nun wieder zweierlei Spermien, solche mit 6 und solche mit 5 Chromosomen gebildet werden. Beide befruchten und

[1]) Morgan, a. a. O.

[2]) Boveri u. Schleip, a. a. O.

erzeugen somit Weibchen und Männchen. Auch für diesen Fall ist in Fig. 31 eine schematische Darstellung gegeben.

Lücken. Zu den ungewöhnlichen Fortpflanzungsverhältnissen, an denen das Prinzip nachgeprüft werden müßte, gehört vor allem der reine habituelle Hermaphroditismus. Die Angaben sind in dieser Richtung aber noch zu spärlich, um hier angeführt zu werden[1]). Ferner gehören hierher jene Fälle, bei denen aus Parthenogenese oder Befruchtung stets nur ein Geschlecht entsteht, wie das etwa bei Hymenopteren und Rotatorien der Fall ist, wo ein und dasselbe Ei unbefruchtet ein Männchen liefert, befruchtet aber ein Weibchen. Da sich in diesem Falle das parthenogenetische Männchen mit der halben Chromosomenzahl, das Weibchen aber mit der ganzen entwickelt, so könnte man dieser Tatsache allein die Geschlechtsbestimmung zuschreiben. Nun besteht aber gerade bei solchen Hymenopteren die Tatsache, daß die Reifeteilungen der Samenzellen so verlaufen, daß ein Teil der entstehenden Tochterzellen zugrunde geht. Das deutet darauf hin, daß vielleicht hier ebenso wie bei den Aphiden nur weibchenbestimmende Spermatozoen erhalten bleiben. Bis jetzt ist es aber leider noch nicht gelungen, für diese Fälle Tatsachen zu eruieren, die eine gute Einordnung in das sonst so klare Prinzip gestatten. Auch die Verhältnisse im Pflanzenreich wären hier anzuschließen, wo wenigstens stellenweise eine Beziehung zwischen normaler und reduzierter Zahl der Chromosomen und Geschlecht zu konstatieren ist. So interessant die betreffenden Experimentalergebnisse auch sind, so wenig haben sie bisher der zytologischen Betrachtung eine Handhabe gegeben[2]).

Endlich bleibt noch eine sehr wichtige Möglichkeit, die Richtigkeit der Grundtatsachen zu prüfen, eine Möglichkeit, die sich allerdings ebenso sehr auf die ganze Chromosomenlehre bezieht. Wir wissen, daß sich nahe verwandte Arten in der Gestaltung ihrer Geschlechtschromosomen unterscheiden können. Ist das männliche das heterogametische Geschlecht, besitzt also nur ein x-Chromosom, so muß dieses von der Mutter herstammen. Im

---

[1]) Zarnik, B., Über den Chromosomenzyklus bei Pteropoden, Verh. Deutsche Zoolog. Ges. 1911. Demoll, R., Die Spermatogenese von Helix pomatia, Zool. Jahrb. Leipz. 15, 2. Bd. 1912.

[2]) Diskussion der Literatur siehe bei: Strasburger, E., Die geschlechtsbestimmenden Ursachen, Jahrb. wiss. Bot. 48, 1910. Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems, Biol. Centralbl. 32, 1912.

Bastardmännchen darf man daher nur den Geschlechtschromosomentyp der Mutter finden. Guyer[1]) untersuchte nun die Spermiogenese eines männlichen Bastards zwischen Perlhuhn und Hahn. Ersteres hat kommaförmige x-Chromosomen, letzterer U-förmige. Im Bastard wurden aber wie erwartet nur kommaförmige gefunden. Ein weiblicher Bastard, der dann ein komma- und ein U-förmiges haben müßte, kam aber noch nicht zur Beobachtung. Und ganz analoge Beobachtungen konnte Tennent (a. a. O.) bei Seeigelbastarden erheben.

An den Schluß dieser kurzen Übersicht der Hauptbefunde können wir nunmehr den Satz stellen, daß durch die Entdeckung der Tatsache, daß ein Geschlecht in bezug auf bestimmte Chromosomen digametisch, das andere in gleicher Beziehung monogametisch ist, in der Tat eine ausreichende zelluläre Basis für das Problem der Vererbung und Bestimmung des Geschlechts geschaffen ist. Wir dürfen dabei natürlich nicht vergessen, daß dabei nur ein grobmaterielles Substrat, ein Mechanismus aufgedeckt ist. Was die Maschine in Gang bringt und wie sie im einzelnen arbeitet, ist eine weitere Frage. Bleiben wir nun aber zunächst bei dem elementaren Heterogametie-Monogametie-Mechanismus, so sind wir jetzt an dem Punkt angelangt, an dem wir unsern alten Faden, die Beziehungen zwischen Chromosomen und Vererbungslehre, wieder aufnehmen können.

Geschlechtschromosomen und Geschlechtsfaktoren.

Wir hatten gesehen, daß man bei dem Versuch, die Mendelsche Vererbungsformel für das Geschlecht auf die Chromosomen zu übertragen, auf eine Schwierigkeit stößt. War das eine Geschlecht heterozygotisch und das andere homozygot, so mußte in ersterem analog dem Fall irgend eines anderen Bastards ein differentes Chromosomenpaar vorhanden sein, wie oben ausgeführt wurde. Mit dem Lygaeustypus wäre diese Möglichkeit auch gegeben gewesen, bei dem Protenortypus aber ging es nicht, da hier das X-Chromosom überhaupt keinen Partner hat. Diese Schwierigkeit ist nun nur eine scheinbare, sie beruht darauf, daß wir uns einer Darstellungsweise bedient haben — und zunächst auch bedienen mußten — wie man sie ursprünglich für mendelistische Fragen benützte, die aber jetzt einer besseren gewichen ist. Wir haben von einem Männlichkeits- und einem Weiblichkeitsfaktor gesprochen, die sich als Merkmals-

[1]) Guyer, M., Modifications in the testis of Hybrids from the Guinea and the common fowl, Journ. Morphol. 23, 1912.

paar ebenso gegenüberstehen sollten wie etwa schwarze und weiße Haarfarbe. Es hat sich nun als ein wesentlicher Fortschritt erwiesen, bei dem Studium von Bastardierungen einem positiven Merkmal sein Fehlen als Partner gegenüberzustellen; also dem Faktor schwarz steht nicht weiß, sondern „kein Schwarz“ gegenüber (Batesons presence-absence-Theorie). Auf die Chromosomen übertragen würde daher in obigem Schema Fig. 20 nicht ein schwarzes und ein weißes Chromosom als Paar einander gegenüberzustellen sein, sondern einem weißen Chromosom stünde ein entsprechendes weißes gegenüber, dem noch ein Teil schwarz angehängt sei, etwa in Form eines geschwärzten Endes; dem Paar schwarz — kein Schwarz entspricht dann in der Chromosomenzusammensetzung ein Chromosom mit schwarz und eines ohne schwarz. Von diesem Standpunkt aus betrachtet, heißt dann, wenn wir das Geschlecht betrachten, das heterozygote Bastardgeschlecht nicht MW = männlich-weiblich, sondern, wenn wir das ♂ heterozygot sein lassen, Mm = männlich-nicht männlich, wobei die kleinen Buchstaben das Fehlen eines Faktors bedeuten, also praktisch gleich Null sind. Identifizieren wir nun wieder das heterozygotische mit dem heterogametischen Geschlecht, so ist bei dem Lygaeustypus nicht das X-Chromosom Träger von M und das Y-Chromosom Träger von W, sondern das X-Element trägt M, das Y-Element aber m, also überhaupt keinen Geschlechtsfaktor. Für den Vergleich ist es also völlig gleichgültig, ob das Y-Element vorhanden ist, oder wie beim Protenortyp fehlt: es ist ja der Träger von m, also einfach nichts. Die Schwierigkeit, die uns zunächst abgeschreckt hatte, besteht also nicht, dafür aber viele andre!

Schwierigkeiten. Nehmen wir für die Geschlechtsvererbung die mendelistische Formel Mm = ♂ mm = ♀ an, so müßte also das X-Chromosom des ♂ der Träger des Faktors für Männlichkeit M sein. Nun haben wir aber gesehen, daß die Spermatozoen, die das X-Element besitzen, weibchenerzeugend sind, es müßte also das ♀ ebenfalls ein M haben, was in der Formel nicht der Fall ist. So geht es also nicht. Man ist deshalb auf einen anderen Ausweg verfallen: so wie das ♀ in diesem Fall zwei X-Chromosomen besitzt und das Männchen nur eines, so muß bei Übertragung auf die Mendelfaktoren das Weibchen zwei und das Männchen einen solchen Bestimmungsfaktor besitzen. Das kann aber dann nur der Weiblichkeitsfaktor F sein; das Weibchen hieße dann FF und das Männchen Ff. Die Konsequenz davon ist also die Annahme, daß

das Männchen in seinem X-Chromosom einen Weiblichkeitsbestimmer führt. Trotzdem ist es aber ein Männchen, es muß also f, d. i. das Fehlen des Weiblichkeitsfaktors, dominant sein über sein Vorhandensein und dadurch ein Männchen bedingen. Das ist aber einfach absurd.

Nicht viel erfreulicher ist ein weiterer Weg, der ebenfalls begangen wurde[1]). Er sieht nun wieder von der presence-absence-Theorie ab. Das Weibchen wird hier als ein Bastard zwischen Männlichkeit und Weiblichkeit mit dominanter Weiblichkeit betrachtet nnd könnte somit W (M) geschrieben werden. Es müßte dann von seinen beiden X-Chromosomen eines M und eines W tragen. Das Männchen dagegen enthielte in seinem X-Chromosom nur den Männlichkeitsbestimmer M, dem ein Partner fehlt. Nun bildet das Weibchen zwei Arten von Gameten, nämlich solche mit M und solche mit W, ist also heterogametisch. Das Männchen aber bildet ebenfalls zwei Gametenarten, solche mit M (im X-Chromosom) und solche mit Nichts. Bei freier Befruchtungsmöglichkeit müßten also vier Kombinationen entstehen können, darunter MM also ein Männchen mit zwei X-Chromosomen, und W, also ein Weibchen mit nur einem X-Element. Beides gibt es aber nicht. Es bleibt also nur die Möglichkeit der selektiven Befruchtung übrig, d. h. der Annahme, daß ein Ei mit W nur vom Spermatozoon mit M und ein Ei mit M nur vom Spermatozoon ohne X-Element befruchtet werden kann. Eine solche selektive Befruchtung ist aber sehr unwahrscheinlich, zum mindesten gänzlich unbewiesen und damit nicht annehmbar, sie hat denn auch nicht viele Anhänger gefunden.

Damit könnte es nun scheinen, als ob ein Zusammenstimmen der aus den Experimenten gewonnenen mendelistischen Anschauung mit den beobachteten Tatsachen der Chromosomenforschung nicht zu erzielen sei und in der Tat haben, jeder in seiner Weise, die Zytologen und die Mendelianer, einen solchen Schluß gezogen. So steht Wilson[2]) auf dem Standpunkt, daß wir zunächst nichts anderes sagen können, als daß zwei X ein Weibchen bedingen und ein X ein Männchen, wobei einfach die relative Quantität der Substanzen entscheidend sein kann, ohne daß wir ihnen mendelnde

---

[1]) Diskussion siehe bei: Wilson, E. B. Studies on chromosomes III., Journ. exp. Zool. 3, 1906. Castle, W. E., A mendelian view of sex-heredity, Science 29, 1909.

[2]) a. a. O.

Erbfaktoren zuzuschreiben brauchen. Und ich selbst[1]) war zum Schluß gekommen, daß die Geschlechtsvererbung ein durch den X-Chromosomenmechanismus geordneter rein zellregulatorischer und zellphysiologischer Vorgang ist, der nur durch seinen selbstverständlich alternativen Charakter eine Mendelsche Rückkreuzung vortäuscht. In ähnlicher Weise hat sich jüngst auch R. Hertwig[2]) ausgesprochen. Auf der anderen Seite aber stehen hervorragende Experimentatoren wie Bateson und Johannsen einer Heranziehung der zytologischen Resultate skeptisch, ja sogar völlig ablehnend gegenüber. Ich selbst habe nun auf Grund eigner Studien über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere meine Anschauung modifizieren müssen und bin zur Überzeugung gelangt, daß die Ergebnisse der Chromosomenforschung und des Mendelschen Experiments völlig in Harmonie sind und daß sie nur zweierlei verschiedene Anschauungs- und Ausdrucksweisen desselben Tatsachenkomplexes darstellen. Diese Anschauung basiert einmal auf den Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung und ihrer Interpretation mit Hilfe der Chromosomenlehre und sodann auf der Auffindung einer besseren mendelistischen Formel der Geschlechtsvererbung, die die oben ausgeführten Schwierigkeiten beseitigt. Zufällig kam in einer während der Drucklegung meiner diesbezüglichen Untersuchungen erschienenen Arbeit auch Morgan[1]) bei dem Versuch, die Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung und der Chromosomenlehre in Übereinstimmung zu bringen, zu der gleichen Formulierung, die jüngst auch noch von Sturtevant[3]) für die Interpretation eines Falls geschlechtsbegrenzter Vererbung verwandt wurde. Ich schließe mich hier an meine eigene Darstellung an, weil sie nicht von Überlegungen, sondern von dem experimentellen Beweis für die betreffende Formulierung ausgeht.

Die neue Formulierung. Wie hier nicht weiter auszuführen ist (s. auch den Schluß von Correns' Vortrag), konnte ich zeigen, daß die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere so vor sich gehen muß, daß jedes Geschlecht die betreffenden Faktoren

---

[1]) Einf. in die Vererbungswiss.

[2]) a. a. O.

[3]) Goldschmidt, R., Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I, Zeitschr. indukt. Abstammungsl. 7, 1912. Morgan, Th. H., An Attempt to analyse the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in Drosophila, Journ. Exp. Zool. 11, 1911. Sturtevant, A. H., An experiment dealing with sex-linkage in fowls, Journ. exp. Zool. 12, 1912.

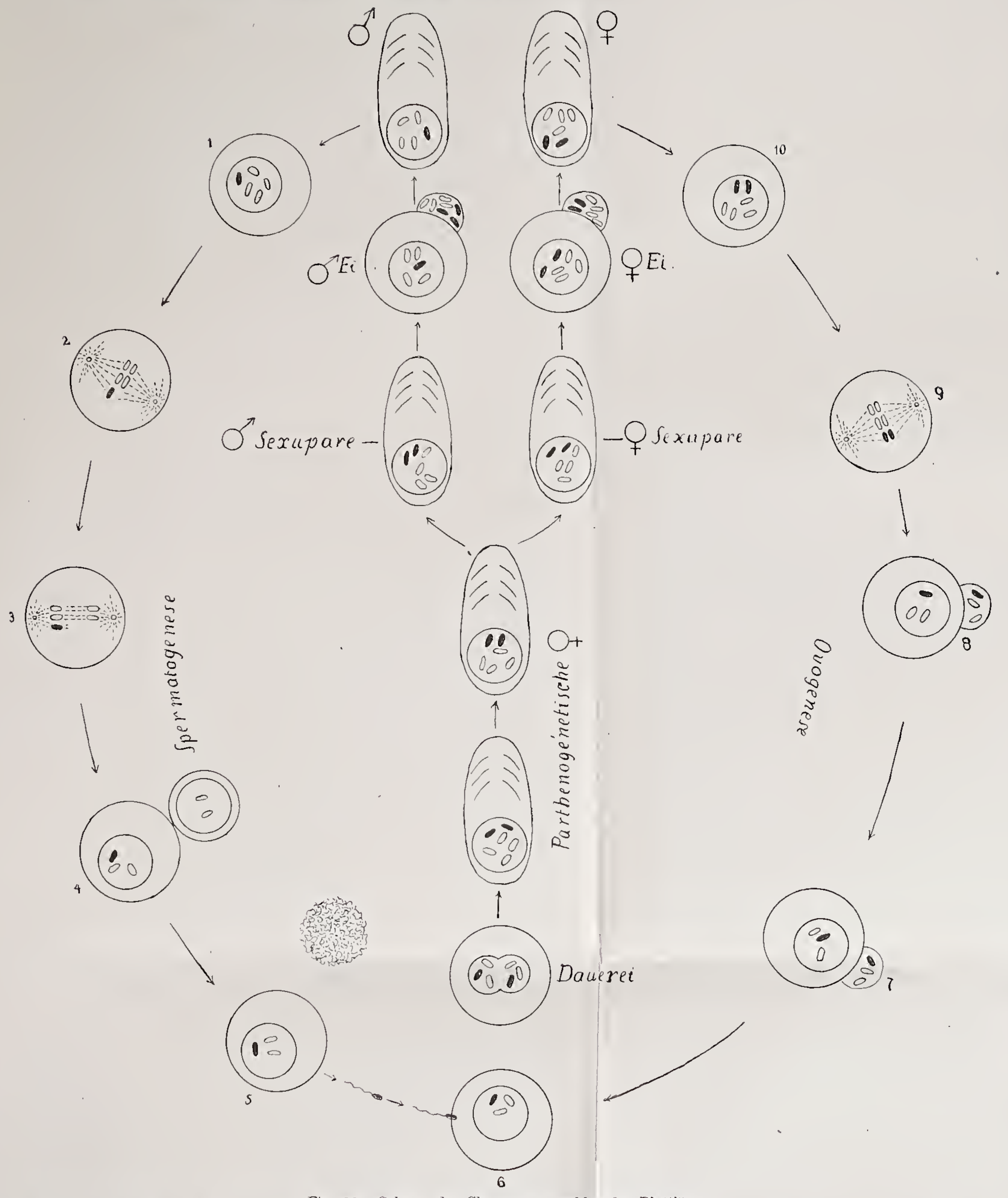


Fig. 30. Schema des Chromosomenzyklus der Blattläuse.
Vom Dauerei ausgehend innen die parthenogenetischen Generationen bis zur Bildung der Geschlechtstiere, außen links 1—5 die Spermatogenese, rechts die Ovogenese (10—7), in 6 die Befruchtung. In 5 ist der Zerfall der männchenbestimmenden Spermatozoen angedeutet.

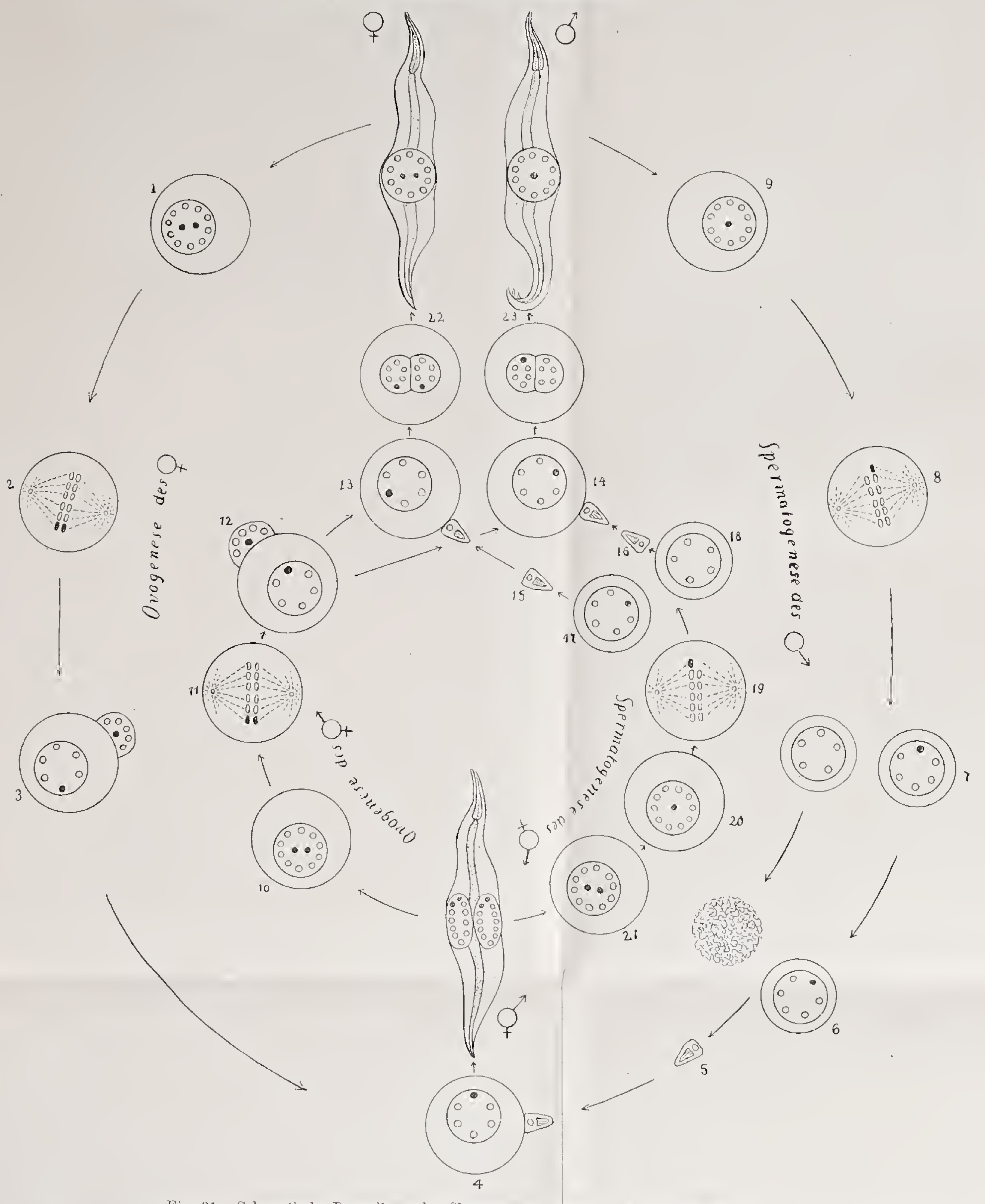


Fig. 31. Schematische Darstellung des Chromosomenzyklus von Angiostoma nigrovenosum.
Äußerer Kreis Ovogenese der ♀ (1—3), Spermatogenese der ♂ 9—5, 4 Die Befruchtung, aus der der Hermaphrodit ☿ entsteht. Innerer Kreis, dessen Ovogenese 10—12 und Spermatogenese 21—15. 18 und 17 die beiden Spermiensorten, die in 13 u. 14 die gleiche Eierart befruchten, 22 Befruchtetes ♀-Ei, 23 Befruchtetes ♂-Ei.

für beide Geschlechter besitzen muß. Wenn A der Faktor für die betreffenden Charaktere des Männchens ist und G der für das Weibchen, so muß die Erbformel bei der Annahme, daß das ♀ das heterogametische Geschlecht ist, lauten GGAa = Charaktere des ♀, GGAA = Charaktere des ♂. Wäre das männliche Geschlecht heterogametisch, so hießen die Formeln AAGg = ♂ AAGG = ♀. Da aber normalerweise die sekundären Geschlechtscharaktere strikt

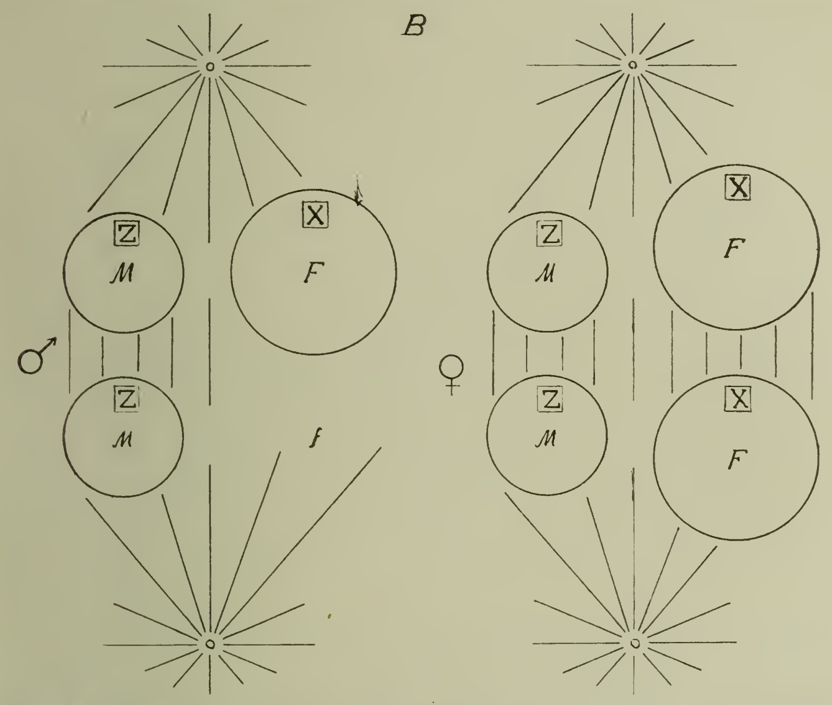


Fig. 32. Schema der Reifeteilung beim ♂ und ♀, bei Annahme von 2 kleineren Z-Chromosomen in beiden Geschlechtern, die den Faktor M tragen, und einem großen X-Chromosom im ♂, zwei solchen im ♀-Geschlecht, die den Faktor F enthalten.

mit den Geschlechtern zusammen vererbt werden, so folgt daraus, daß auch die geschlechtsbestimmenden Faktoren in gleicher Weise auf die beiden Geschlechter verteilt sein müssen: es muß ein Faktor M für Männlichkeit und F für Weiblichkeit vorhanden sein und bei Annahme männlicher Heterogametie heißen dann die Geschlechtsformeln MMFf = ♂, MMFF = ♀, bei weiblicher Heterogametie aber FFMm = ♀, FFMM = ♂. Diese Formeln nun lassen mit einem Schlag die Schwierigkeiten verschwinden, die der

chromosomalen Interpretation bei Benutzung der einfachen Hetero-Homozygotie-Formel entgegenstanden. Bei Annahme der männlichen Heterogametie enthielte dann das X-Chromosom den Weiblichkeitsbestimmer F, der in beiden Geschlechtern aber außerdem vorhandene Männlichkeitsbestimmer M müßte dann, wie Morgan und ich übereinstimmend ausführten, natürlich in einem anderen Chromosom enthalten sein, das wir das Z-Chromosom nennen

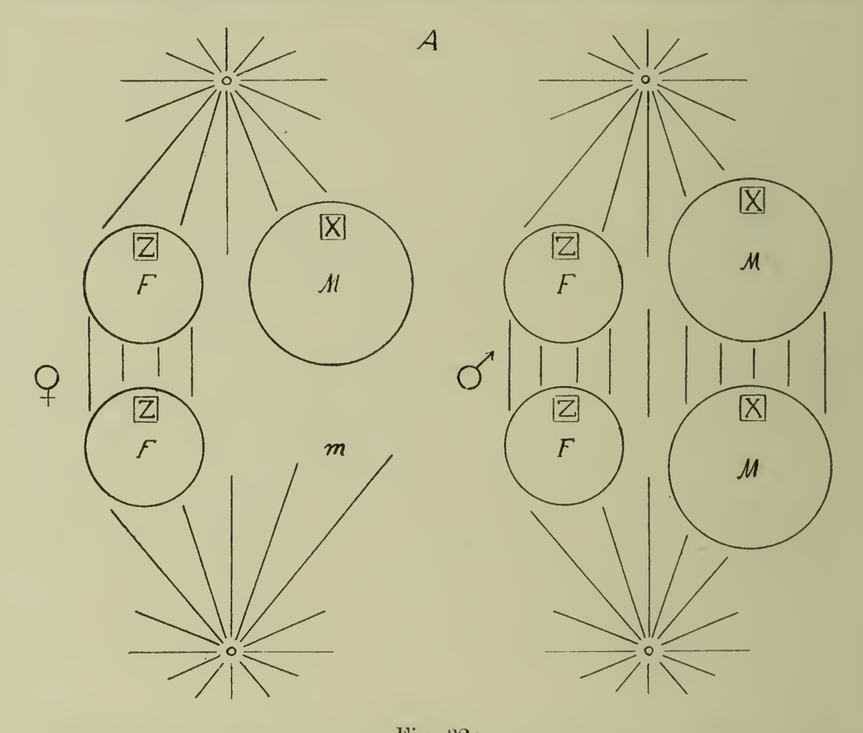


Fig. 32a.
Das gleiche Schema wie Fig. 32 nur unter der Annahme, daß umgekehrt das weibliche Geschlecht das heterogametische ist.

können. An der Geschlechtsbestimmung nehmen demnach zwei Chromosomenarten teil: ein gewöhnliches nicht näher zu unterscheidendes (Z) Chromosomenpaar und die X-Chromosomen, deren Verteilungsmechanismus wir schon kennen. Das obige Schema, Fig. 32 zeigt, wie dieser Chromosomenbestand dann in der Reduktionsteilung verteilt wird und 32a, wie es ist, wenn umgekehrt das ♀ Geschlecht das heterogametische ist. Die Schwierigkeiten sind damit überwunden.

Chromosomen u. geschlechtsbegrenzte Vererbung.

Diese Erbformel für die Geschlechtsvererbung, die die Schwierigkeiten einer Vereinigung der mendelistischen und der chromosomalen Betrachtungsweise der Geschlechtsvererbung löst, wurde von mir auf Grund einer Betrachtung der Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere aufgestellt. Da diese in der Regel konform mit dem Geschlecht vererbt werden, so gehören sie im weitesten Sinne zu den geschlechtsbegrenzt-vererbten Eigenschaften. Aus einer anderen Art geschlechtsbegrenzter Vererbung hat aber Morgan ungefähr gleichzeitig dieselbe Formel hergeleitet und sie in entsprechender Weise auf die Chromosomenverhältnisse übertragen. Und in der Tat ist es gerade das Kapitel der geschlechtsbegrenzten Vererbung, das die besten Handhaben für die Verbindung der beiden Forschungsweisen liefert. Ja es haben mehrere Forscher (Castle, Wilson, Spillman, Gulick, Morgan und ich selbst[1]), es mehr oder minder deutlich ausgesprochen, daß die experimentellen Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung erst dann wirklich verständlich werden, wenn man sie auf die Chromosomenlehre überträgt. Die betreffenden Experimentaltatsachen sind Ihnen bereits von Correns eingehend dargestellt worden und wir können sie daher als bekannt voraussetzen. Es handelt sich nun darum zu zeigen, wie die chromosomale Interpretation auch die scheinbar kompliziertesten Fälle dieser Art auf das einfachste klärt, wie es im einzelnen mehr oder minder ausführlich von oben genannten Autoren ausgearbeitet wurde.

Die sekundären Geschlechtscharaktere.

Als geschlechtsbegrenzte Vererbung wird es also bezeichnet, wenn irgend ein somatischer Charakter so vererbt wird, daß er sich stets in einer gesetzmäßigen Verbindung mit einem Geschlecht findet. Im einzelnen gibt es bereits eine ganze Reihe von Erscheinungsarten dieses Vorganges, von denen die wichtigsten auf ihre Beziehung zur Chromosomenlehre betrachtet seien. Der einfachste Typ einer geschlechtsbegrenzten Vererbung ist die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts-

[1]) Castle, W. E., A Mendelian view of sex-heredity, Science 29, 1909. Spillman, W. J., Mendelian phenomena without de Vriesian theory Amer., Nat. 44, 1910. Gulick, A., Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden, Arch. Zellf. 6, 1911. Wilson, E. B., A Review of the chromosomes of Nezara etc., Journ. Morphol. 1911. Morgan, T. H., An Attempt to analyse the constitution etc., Journ. exp. Zool. 11, 1911 (und vorl. Mitt. dazu). Goldschmidt, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911.

dimorphismus, wobei immer in der Nachkommenschaft jedes Geschlecht die ihm zukommenden spezifischen Charaktere erhält. Da also diese Charaktere in der gleichen Weise wie das Geschlecht vererbt werden, so müssen sie auch in ihrer Erblichkeit auf das engste mit den eigentlichen Geschlechtsfaktoren in Verbindung sein. Könnte man nun sagen, daß die betreffenden Geschlechtsfaktoren gleichzeitig auch jene sekundären Charaktere bestimmen, so wären weitere Erörterungen überflüssig. Das ist aber nicht

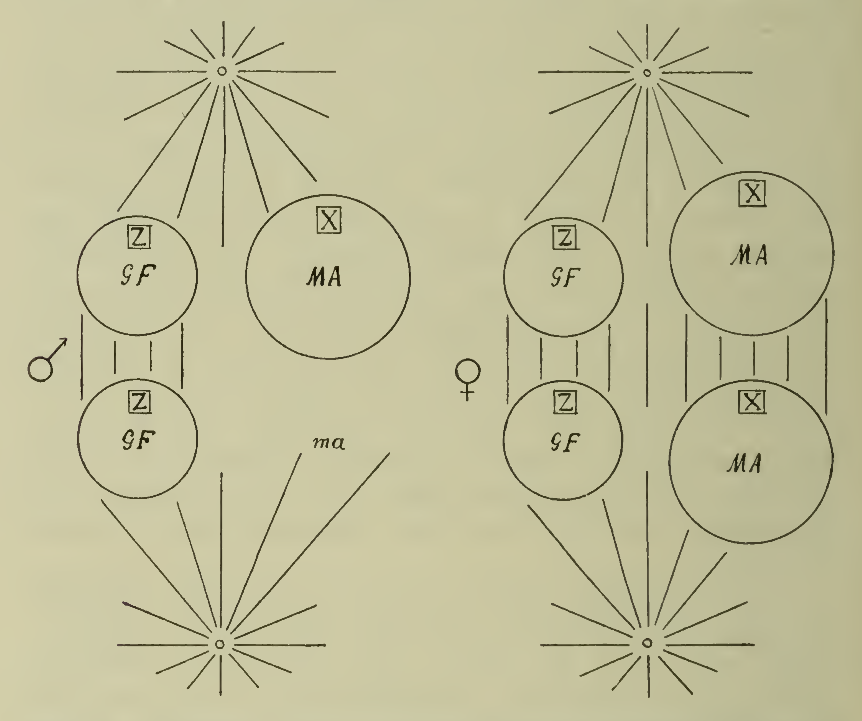


Fig. 33. Das gleiche Schema wie Fig. 32, aber unter Berücksichtigung der Faktoren G und A für weibliche und männliche Geschlechtscharaktere.
Weibliche Heterogametie! In der Figur wurde das ♂- und das ♀-Zeichen irrtümlicherweise vertauscht: links Weibchen!

der Fall, denn im Experiment lassen sich Geschlecht und sekundäre Geschlechtscharaktere voneinander so trennen, daß ein Geschlecht die Charaktere des anderen bekommt, wie ich nachzuweisen vermochte. Die sekundären Charaktere sind also durch eigene Faktoren bedingt. Die mendelistische Interpretation muß dann, um die regelmäßige geschlechtsbegrenzte Vererbung jener Charaktere nachzuweisen, bei dem heterozygoten Geschlecht — das ♀ war, wie oben auseinandergesetzt, im Männlichkeitsfaktor M

und dem Faktor für männliche sekundäre Charaktere A heterozygot, hieß also FFGGMmAa — ein solches Abstoßungssystem annehmen, daß anstatt der möglichen vier Sorten nur zwei Sorten Gameten gebildet würden: es besteht eine Koppelung zwischen M und A oder eine Abstoßung zwischen M und a resp. m und A, sodaß nur die Gameten FGMA und FGma gebildet werden. Auf die Chromosomen übertragen ist das eine Selbstverständlichkeit: Wenn die Faktoren für die sekundären Charaktere in den gleichen Chromosomen liegen, wie die des Geschlechts, dann können nur diese zwei Gametenarten gebildet werden, wie Fig. 33 zeigt, in der schematisch die Geschlechtschromosomen mit ihren beiderlei Faktoren in der Reduktionsteilung dargestellt sind[1]). (Man beachte die Figurenerklärung!)

Eine besondere Art dieses Vererbungstyps ist die Vererbung von Geschlechtspolymorphismus. Ich möchte darauf aber hier nicht eingehen, da meine experimentellen Untersuchungen, die dies beweisen werden, noch nicht veröffentlicht sind.

Der Abraxasfall.

Ein zweiter, der verbreitetste Typ der geschlechtsbegrenzten Vererbung, ist die von Morgan sogenannte criss-cross (Überskreuz-) Vererbung, deren klassisches Beispiel der Fall der Abraxas grossulariata ist. Correns hat Ihnen ausführlich diese Tatsachen aus einandergesetzt und erörtert, daß man von dieser Art zwei Typen kennt, der eine der Abraxastyp, bei dem das ♀ heterogametisch sein muß, mendelistisch gesprochen heterozygot in bezug auf einen Geschlechtsfaktor, und sodann der Drosophilatyp, bei dem das ♂ das heterogametische Geschlecht ist. Die übliche Erklärung für diese Fälle — beschränken wir uns jetzt auf den Abraxastyp — ist, wie von Correns erörtert, die, daß der eine der geschlechtsbegrenzt vererbten Faktoren in diesem Fall die grossulariata-Eigenschaft G sich mit dem weiblichen Geschlechtsfaktor F abstößt, also nie in eine Gamete gelangen kann, wie im einzelnen bei Correns nachzulesen ist. Dies sicher vielen etwas willkürlich erscheinende Abstoßungssystem erscheint nun ohne weiteres wieder als etwas Notwendiges, sobald angenommen wird, daß die betreffenden Faktoren, hier also die für den lacticolor- und grossulariata-Typus der Zeichnung im x-Chromosom lokalisiert sind. Castle, Spillman, Wilson, Gulick, Morgan und ich selbst haben dies schon früher

---

[1]) Eine Diskussion der in der Literatur vorliegenden Tatsachen ist inzwischen erschienen: Goldschmidt, R., Bemerkungen zur Vererbung des Geschlechtspolymorphismus, Ztschr. ind. Abst. V. 8, 1912.

für das alte Ff — ff-Schema der Geschlechtsvererbung auseinandergesetzt. Nachdem wir nun erkannt haben, wie die zellulären und Experimentaltatsachen völlig harmonieren, wenn man die FFMm — FFMM-Formel für die Geschlechtsvererbung benutzt, so ist auch hierfür zu zeigen, wie die Chromosomenhypothese den Tatsachen völlig gerecht wird. Wir haben bei weiblicher Heterogametie, wie oben S. 118 auseinandergesetzt wurde, beim ♀ die beiden Z-Chromosomen als Träger des Faktors F und ein X-Chromosom als Träger

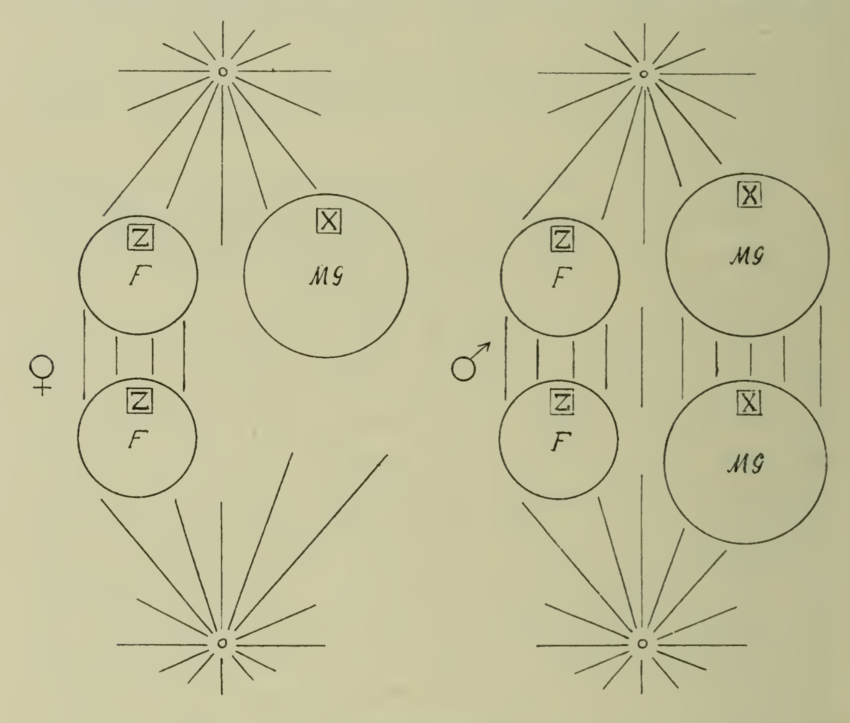


Fig. 34.

von M also das Schema von Fig. 32a; im männlichen Geschlecht aber 2 Z- und 2 X-Chromosomen, alle mit F resp. mit M. Es soll nun der Grossulariata-Faktor G seinen Sitz im X-Chromosom haben, muß also dann stets an M gebunden vererbt werden. Die Form lacticolor entsteht nun als Ausfallsmutante, indem der Faktor G aus dem X-Chromosom verschwindet (ob noch andere Faktoren darin sind, wird später zu erörtern sein). Wir sagen dann in Mendelscher Ausdrucksweise, daß g im Chromosom enthalten sei. Der Bestand der Geschlechtschromosomen eines Grossulariata-Pärchens

ist also, wie oben in Fig. 34 gegeben, was in Mendelscher Schreibweise die Formel ergäbe: ♀ = FFMmGg ♂ = FFMMGG. Der eines lacticolor-Pärchens aber müßte sein, wie in Fig. 35 dargestellt, was wieder in Mendelscher Schreibweise die Formeln ♀ = FFMmgg ♂ = FFMMgg ergäbe. Greifen wir nun aus den vielen Einzelkreuzungen nur 3 heraus, um zu zeigen, wie einfach die Übertragung auf die Chromosomen die Tatsachen klärt. In der Natur werden nur lacticolor-♀ gefunden und mit grossulariata-♂ gekreuzt geben sie Bastarde von grossulariata-Aussehen, das also über

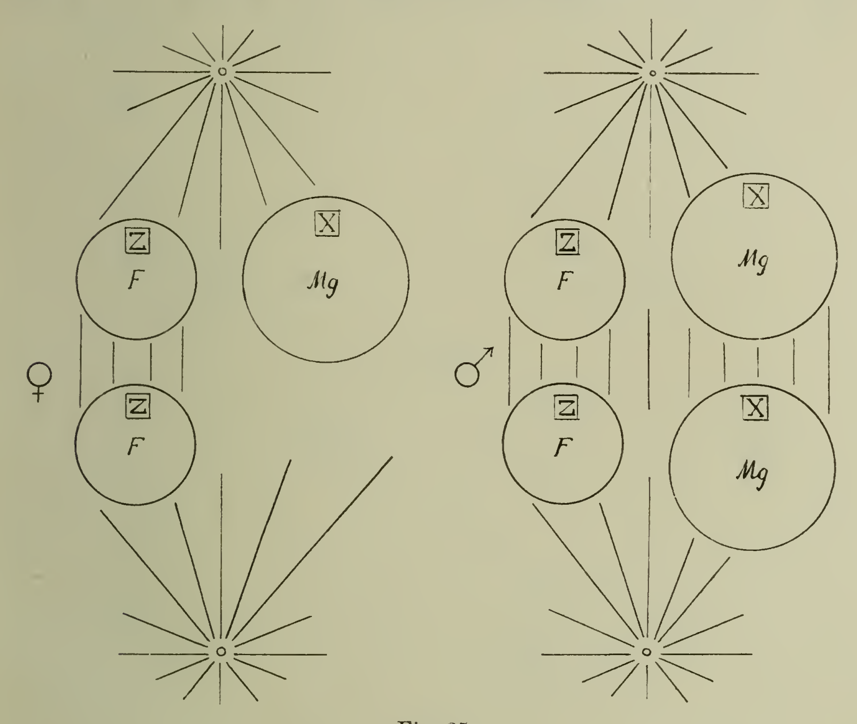


Fig. 35.

lacticolor dominiert. Diese F_1-Tiere müssen dann den in der Fig. 36 dargestellten Chromosomenbestand haben, da das X-Chromosom des ♀ männchenbestimmend ist. Diese F_1 ♀ bilden nun zweierlei Eier und die F_1 ♂ ebenso zweierlei Spermatozoen, was in der Fig. 37 veranschaulicht wird. Wird ein solches F_1 ♂ mit lacticolor ♀ zurückgekreuzt, so können sich diese beiden Arten von Spermatozoen mit den zwei Eiarten des ♀ (mit und ohne X-Chromosom) vereinigen und es entstehen die in der Fig. 38 ersichtlichen vier Kombinationen, also beiderlei Geschlechter bei-

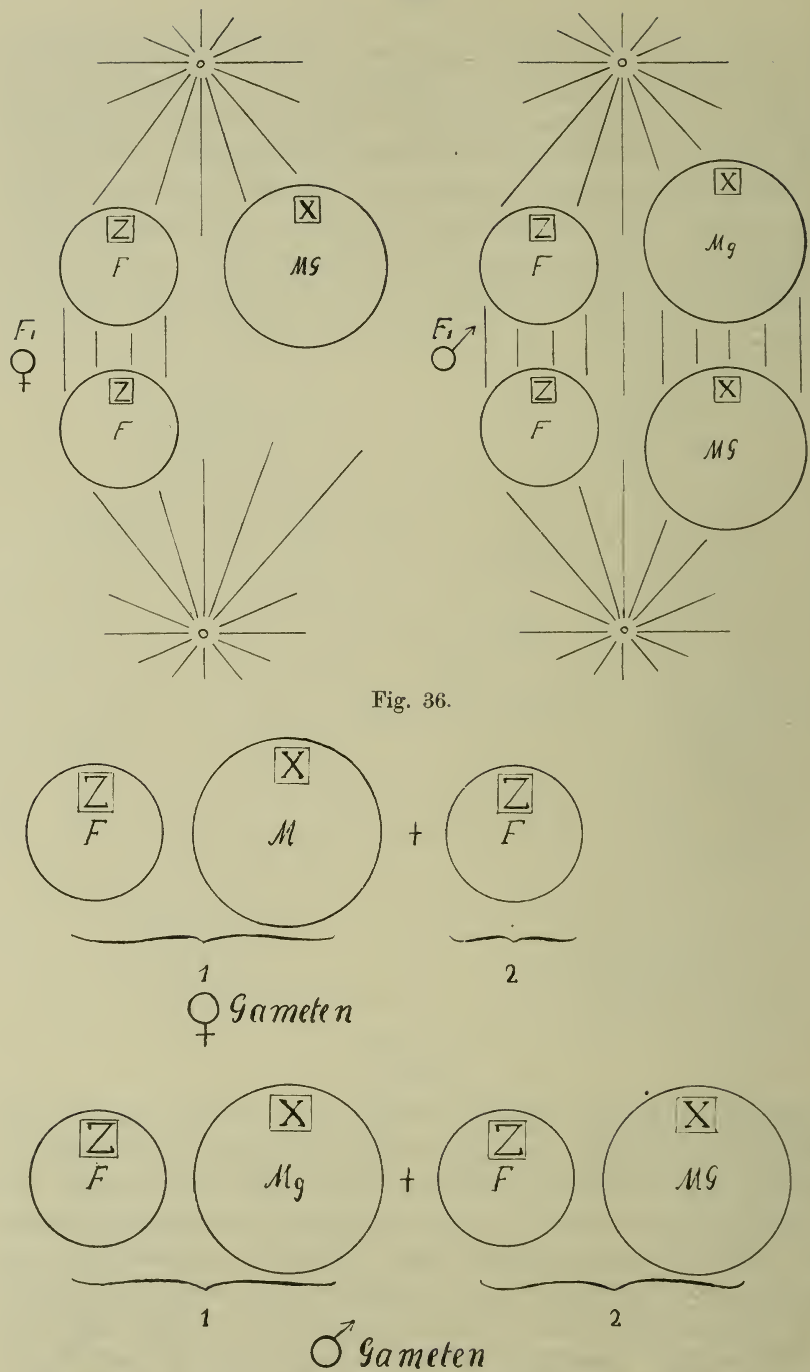


Fig. 36.

Fig. 37. Im großen X-Chromosom fehlt irrtümlicherweise der Buchstabe G

derlei Art, wie es erhalten wurde. Werden nun die so erhaltenen lacticolor ♂ mit grossulariata ♀ gekreuzt, so gibt es folgendes: Die Gameten des grossulariata ♀ und lacticolor ♂ sind in bezug auf die Geschlechtschromosomen so beschaffen, wie es Fig. 39 veranschaulicht. Die Befruchtung ergibt dann nur zwei Kombinationen (Fig. 40).

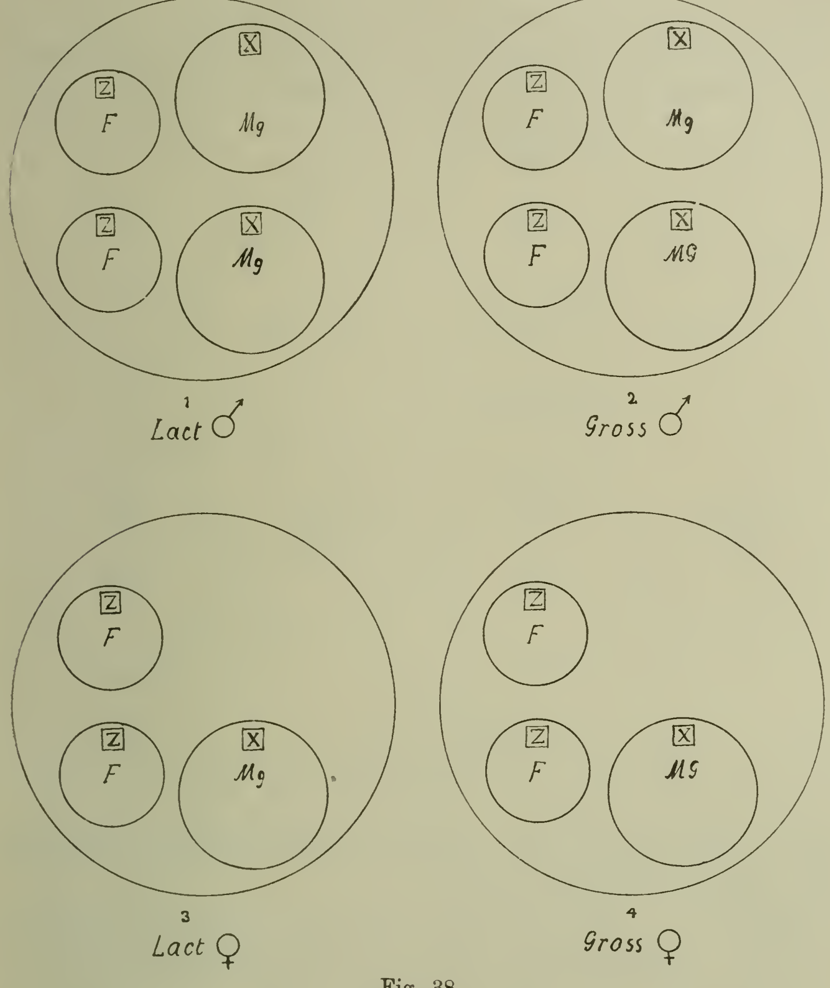


Fig. 38.

Das sind lacticolor ♀ und grossulariata ♂. Das ist die crisscross. Wie ein Vergleich von Fig. 34 und 36 lehrt, ist aber die Chromosomen- und Faktorenkonstitution des F_1 ♀ und des Naturweibchens genau die gleiche, sie müssen also mit lacticolor ♂ genau das gleiche Resultat geben. Aus dem Vorstehenden geht nun eines

mit großer Klarheit hervor: Das bei der Mendelschen Ausdrucksweise benötigte System von Abstoßungen erweist sich bei sinngemäßer Anwendung der Chromosomenlehre als nichts als eine andere Ausdrucksweise für die Tatsache, daß geschlechtsbegrenzte Vererbung in dieser Form dann eintreten muß, wenn bei der Kreuzung ein Merkmalspaar betrachtet wird, dessen Repräsentant, sein Erbfaktor, sein Gen im X-Chromosom lokalisiert ist. So wie es hier für Abraxas geschah, läßt sich die gleiche Betrachtungsweise auch ohne weite-

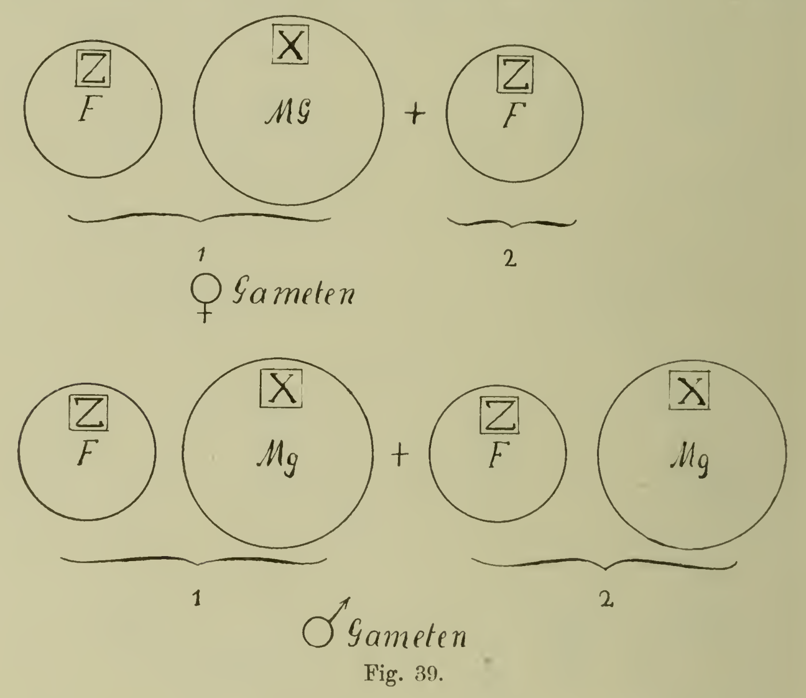


Fig. 39.

res für alle anderen bisher bekannten Fälle durchführen, was wir uns natürlich ersparen können.

Mutation und geschlechtsbegrenzte Vererbung. An dieser Stelle sei nun eine kleine Abschweifung eingeschaltet. Es ist eine selbstverständliche Tatsache, daß die Mendelsche Methode Erbfaktoren nur dann feststellen kann, wenn es gelingt, sie in heterozygotem Zustande zu erhalten und dann die Spaltung zu beobachten. Auf das X-Chromosom angewandt heißt das, wie in wenig verschiedener Weise von Morgan und mir[1]) unabhängig ausgeführt wurde: Daß im X-Chromosom ein

[1]) A. a. O.

Geschlechtsfaktor sitzt, wissen wir aus der Geschlechtsvererbung. Das gleiche gilt für die sekundären Geschlechtscharaktere. Was es sonst noch enthalten mag, ist unbekannt und wird uns auch nur dann bekannt werden, wenn eine dort lokalisierte Eigenschaft mutiert: wird eine Mutation, deren Gen im X-Chromosom lokalisiert ist, mit der Stammform gekreuzt, so muß sich geschlechtsbegrenzte Vererbung zeigen. Im Abraxas-Fall können wir annehmen, daß das X-Chromosom eine ganze Serie von Faktoren für die Flügelfärbung trägt, A, B, C, D, E, F, G. Fällt G aus durch Mutation, so entsteht lacticolor und zeigt geschlechtsbegrenzte Vererbung, würde F oder E ausfallen, so gäbe es eine andere Form, die das gleiche

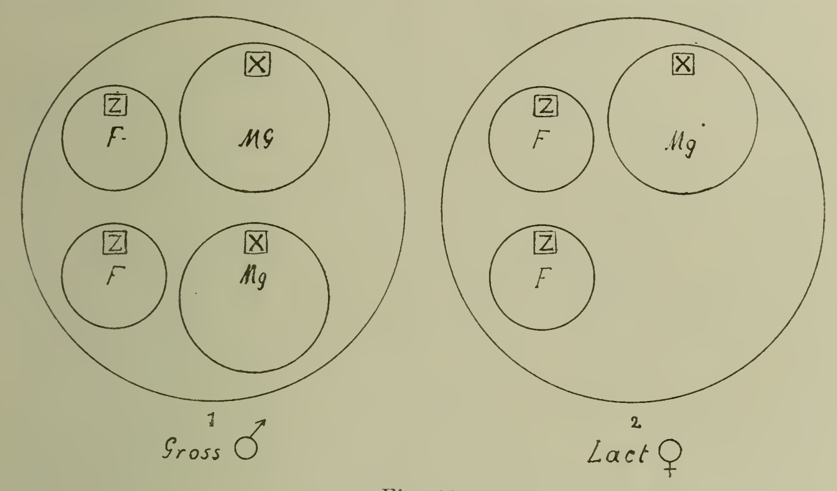


Fig. 40.

zeigte. In der mendelistischen Ausdrucksweise war ein Resultat des Abraxas-Falls, daß grossulariata ♀ immer heterozygot für lacticolor sind. Wir fügten dem hinzu: und ebenso für alle weiteren Mutanten, die innerhalb des X-Chromosoms jeweils auftreten können. Morgan hat bei Drosophila fünf solche Mutationen gefunden. Wieviele da noch möglich sind, läßt sich erst sagen, wenn sie erscheinen. Natürlich kann nun eine solche Mutation auch in dem Neuhinzukommen eines Faktors bestehen, eine Additionsmutante sein, die auch dann geschlechtsbegrenzte Vererbung zeigt. Es ist dann der interessante Fall denkbar, daß die gleiche Additionsmutante einmal am X-Chromosom auftritt, ein ander Mal an einem gewöhnlichen oder dem Z-Chromosom. Dann müßte die merkwürdige Erscheinung zu beobachten sein, daß die gleiche Mutation

bald geschlechtsbegrenzt vererbt wird, und zwar nach verschiedenen Typen, bald einfach mendelt. Ein solcher Fall wäre natürlich höchst beweisend für die Richtigkeit der Verbindung der Chromosomenlehre mit der Bastardforschung. Ich bin mit der Ausarbeitung eines solchen beschäftigt, und es lassen sich auch bereits aus der Literatur einige festlegen, wie ich demnächst an anderer Stelle ausführen werde. So zeigt die Verbindung von Chromosomenlehre mit Mendelforschung schon jetzt noch manche fruchtbare Möglichkeit auf. Doch das führt bereits zu den intimsten Dingen dieses Forschungsgebietes, die noch nicht vor das Forum der Allgemeinheit gehören.

Kehren wir nun wieder zur geschlechtsbegrenzten Vererbung und zu einem weiteren Typus zurück.

Der Typus der Farbenblindheit. Es ist der, als dessen charakteristische Beispiele die Vererbung der Farbenblindheit und der Haemophilie betrachtet werden. Ihr Charakteristikum ist, daß neben der geschlechtsbegrenzten Vererbung die Erscheinung auftritt, daß die betreffende Eigenschaft in einem Geschlecht dominiert, im anderen rezessivist. Der farbenblinde Mann hat normale Nachkommenschaft; die Söhne sind wirklich normal, die Töchter aber tragen rezessive Farbenblindheit. Diese ist also beim männlichen Geschlecht „dominant“, beim weiblichen rezessiv. Die Söhne einer solchen heterozygoten Tochter mit einem normalen Mann erzeugt, sind wieder zur Hälfte farbenblind. Die mendelistische Interpretation dieser Fälle ist in verschiedener Weise gegeben worden und man hat sie auch auf die Chromosomenlehre übertragen, die in der Tat die einfachste Erklärung liefert. Beim Menschen ist wie bei Drosophila das männliche das digametische Geschlecht, wie auch zytologisch in beiden Fällen nachgewiesen ist [Stevens bei Drosophila, Guyer beim Menschen[1])]. Wenn diese Mutation, die die Krankheit verursacht, rezessiv ist und im X-Chromosom ihren Sitz hat, so ergibt sich ohne weiteres das beobachtete Schema ihrer Vererbung.

[1]) Stevens, N. M., A study of the germ cells of certain Diptera, Journ. exp. Zool. 5, 1908. Guyer, M. F., Accessory chromosomes in Man, Biol. Bull. 19, 1910. Dem wird widersprochen von Gutherz, L., Über ein bemerkenswertes Strukturelement (Heterochromosom) in der Spermiogenese des Menschen, Arch. mikr. An. 79, 1912. Winiwarter findet dagegen wieder ein Heterochromosom, kommt aber anstatt der Zahlen 23 und 24 zu den Chromosomenzahlen 47 und 48. Der Fall des Menschen bleibt somit noch unklar. Winiwarter, H. van, Etudes sur la spermatogénèse humaine, Arch. de Biol. 97, 1912.

Wenn X das Chromosom mit der dominanten normalen Beschaffenheit ist und X in Umrissen das mit der rezessiven Krankheit, gibt das folgende Schema Chromosomenbestand und Erkrankungszustand wieder:

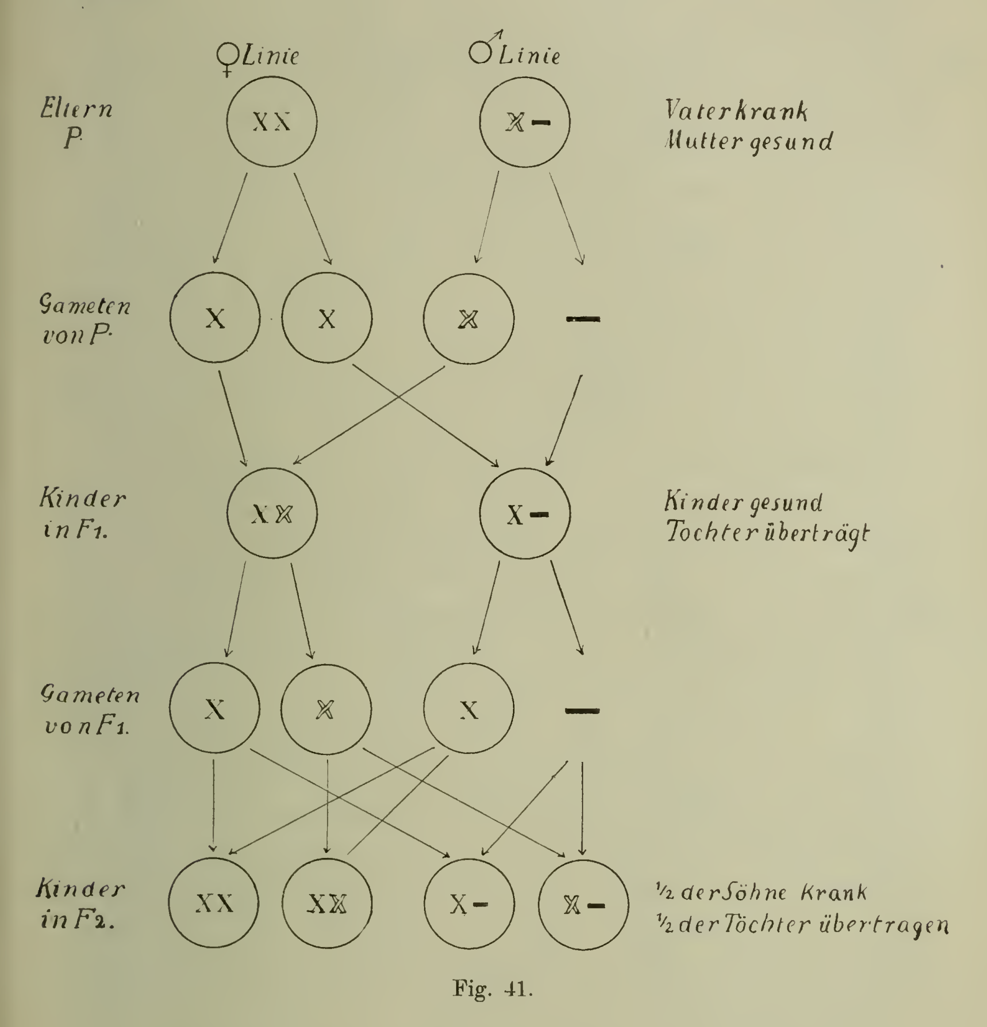


Fig. 41.

Gerade an diesem Typus nun ließe sich schön zeigen, wie das Verhältnis der mendelistischen Interpretation zu der zytologischen ist, wie sie nur verschiedene Beleuchtungsweisen des gleichen Mechanismus sind, indem in Wirklichkeit noch eine Fülle von Komplikationen hinzukommen, die nur auf zytologischer Basis verständlich gemacht werden können. Doch wären solche Er-

örterungen für diesen Ort zu speziell und sie seien daher an anderer Stelle gegeben.

Die verschiedenen Typen verglichen.

An den Schluß dieses wichtigen Abschnittes seien noch ein paar Worte gesetzt über die Beziehungen der verschiedenen Typen geschlechtsbestimmender Chromosomen zueinander und ihre Beziehung zur Erscheinung der geschlechtsbegrenzten Vererbung. Wir haben früher gehört, daß das X-Chromosom des digametischen Geschlechts ohne Partner sein kann (Protenor-Typus), daß ihm ein y-Chromosom als Partner gegenüberstehen kann (Lygaeus-Typus), wobei dieses sich in seiner Größe mehr oder minder von jenem unterscheidet, und daß das x-Element sich einem anderen Chromosom so anschließen kann, daß es von ihm gar nicht zu trennen ist resp. nur in bestimmten Stadien oder in bestimmten Exemplaren seine Besonderheiten zeigt (Ascaris-Typus). Wilson hat im Anschluß an einen gelegentlichen Gedanken von Stevens ausgeführt, wie dies wohl zu verstehen ist. Der wesentliche Unterschied beider Geschlechter ist immer der, daß das eine, das monogametische Geschlecht, zwei X-Elemente (nicht Chromosomen!) besitzt und das heterogametische nur eines. Nun gibt es — oder kann es geben — unter den übrigen Chromosomen ein Paar, das Paar der y-Chromosomen, dem sich das X-Element gern anschließt. Geschieht dies, so haben wir den Lygaeus-Typus, bei dem die 4 Geschlechtschromosomen, die wir bisher die 3 x-Chromosomen und das y-Chromosom nannten, besser hießen 3 (y + x) Chromosomen und 1 y-Chromosom. Der Protenor-Typus kann daraus so entstehen, daß die x-Elemente sich von ihren y-Trägern emanzipieren und dann wie eigene Chromosomen erscheinen; dann wären die Geschlechtschromosomen wirklich 3 X-Chromosomen. Oder aber im digametischen Geschlecht kann das eine Y-Chromosom, dem der X-Zusatz fehlt, ausfallen, dann sind die Geschlechtschromosomen 3 (y + x)-Chromosomen. Sind aber überhaupt keine y-Chromosomen vorhanden und die X-Elemente sind mit einem gewöhnlichen Chromosom (Autosom = A) verbunden, so heißt der geschlechtsbestimmende Komplex 3 (A + X) und 1 A. Das gibt mit seinen Varianten den Ascaris-Typus. Das Schema Fig. 42 illustriert diese Annahme, wobei das Stadium der Reduktionsteilung angenommen ist und zwar immer mit zwei Paar gewöhnlicher Autosomen im Umriß, y-Chromosomen punktiert und X-Elemente schwarz:

Ist diese Annahme von Wilson richtig, und das erscheint sehr wahrscheinlich, so lassen sich daraus einige Folgerungen für

die geschlechtsbegrenzte Vererbung ableiten. Wenn wir das X-Element in diesem Sinne, vielleicht besser gesagt X-Substanz, mit

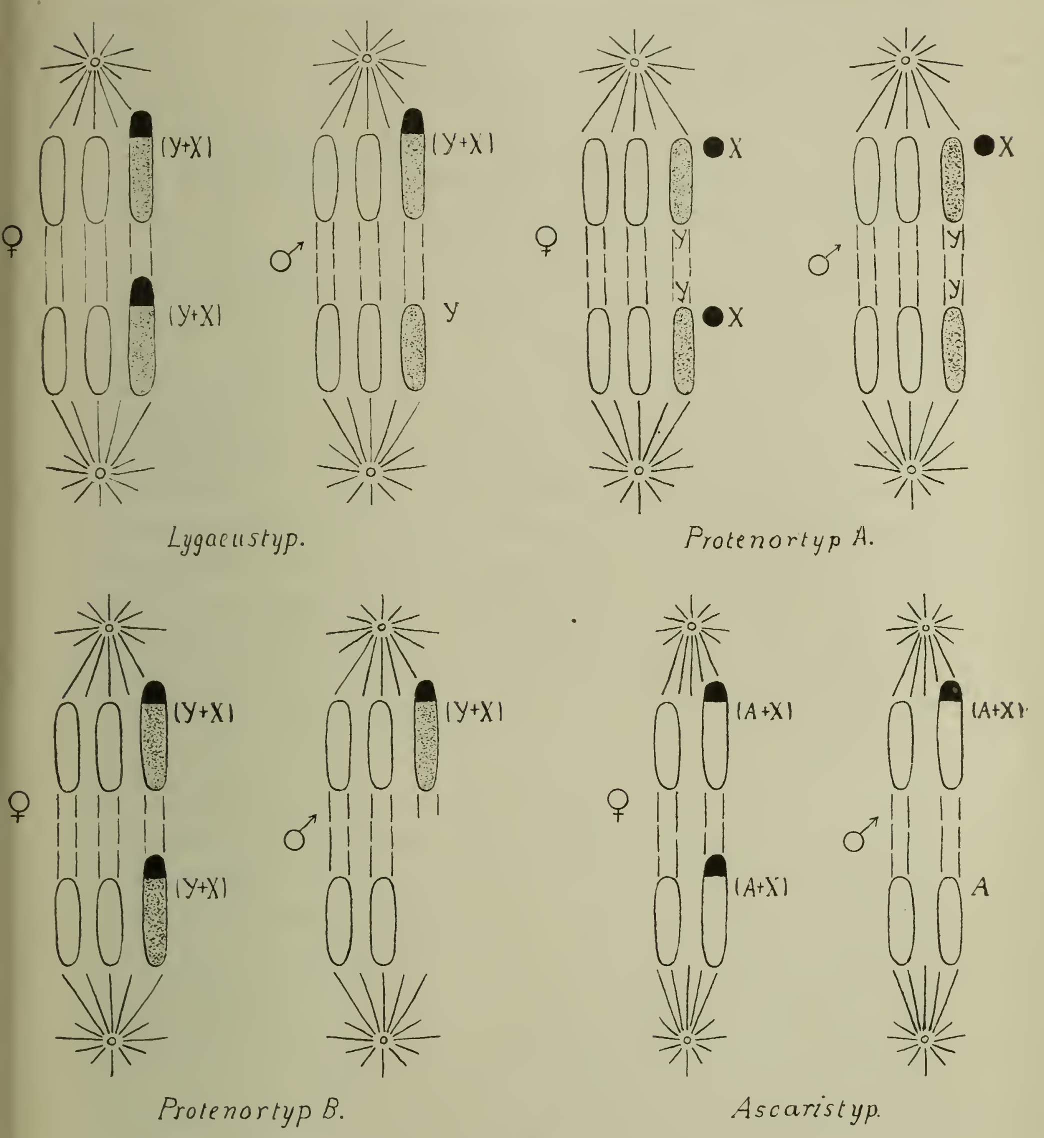


Fig. 42.

einem mendelistischen Geschlechtsfaktor identifizieren, also M oder F (eventuell inklusive G und A), je nachdem, welches Geschlecht heterogametisch ist, so kann in dem Falle, dem obiges Schema vom

Protenor-Typ B entspricht, niemals eine geschlechtsbegrenzte Vererbung eintreten, da die X-Substanz mit nichts anderem verbunden ist. Ist sie an ein gewöhnliches Autosom angehängt, so ist das gleiche der Fall, vorausgesetzt, daß die betreffenden Autosome wirklich identisch sind in ihrem Erbvermögen. Ist die X-Substanz aber mit dem y-Chromosom verbunden, so ist die Vorbedingung für jede Form geschlechtsbegrenzter Vererbung gegeben: jede Veränderung in der Faktorenkonstitution eines y-Chromosoms muß zur geschlechtsbegrenzten Vererbung führen.

Zum Schluß noch ein Wort für die Skeptiker gegenüber der Chromosomenlehre. Wer sich über die geschlechtsbegrenzte Vererbung und ihre Erklärung durch die Chromosomenlehre klar geworden ist — Lang nennt letztere das Ei des Kolumbus — wird wohl kaum an der überwältigenden Beweiskraft des Ganzen zweifeln. Nun ist aber auch gerade in diesem Punkt die entscheidende Probe positiv ausgefallen. Die Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung bei Drosophila erforderten, daß hier das ♂ das heterogametische Geschlecht ist: Stevens hat dies zytologisch erwiesen. Bei den Schmetterlingen aber muß unbedingt das ♀ heterogametisch sein: Herr Seiler hat jetzt dafür den zytologischen Beweis erbracht. Solchen Tatsachen wird sich wohl jeder beugen müssen!

Als Endresultat unserer Erörterungen über die Beziehungen der Geschlechtsvererbung zur Chromosomenlehre können wir nunmehr ziehen: Die Geschlechtsvererbung muß auf einem alternativen Mechanismus beruhen, der es bedingt, daß stets ein Geschlecht zweierlei Gameten bildet. Ein solcher ist uns in der eigenartigen Verteilungsweise der Geschlechtschromosomen sichtbar gegeben und wir dürfen diese daher als die Vehikel betrachten, auf denen die maßgebenden Substanzen, die Geschlechtsfaktoren, stets in geordneter Weise verteilt werden müssen. Kommt in den Bereich dieses Mechanismus irgend eine andere Erbqualität, so muß sie ihm folgen und wird in dieser oder jener Weise geschlechtsbegrenzt vererbt. Wollen wir solche Fälle dann in der Terminologie der Bastardlehre betrachten, so müssen in die gewöhnliche Behandlungsweise der mendelnden Erbfaktoren analog arbeitende Mechanismen eingeführt werden, die sich als die Annahmen der Faktorenabstoßung, Koppelung und geschlechtsbedingter Dominanz darbieten. Doch ist das ja

nur eine Form, in jener symbolistischen Weise Mechanismen ausdrückbar zu machen, wie sie uns in der Chromosomenverteilung sichtbar entgegentreten. Die mendelistische Interpretation und die Chromosomentatsachen sind daher das gleiche Ding in zwei verschiedenen Sprachen gesprochen.

Morgans Drosophilafall und die Faktorenkoppelung.

Gewissermaßen anhangsweise sei hier noch auf einige wenig geklärte Tatsachen aufmerksam gemacht, die vielleicht einmal nur durch die Chromosomenlehre ihre richtige Interpretation erfahren werden. Aus unseren bisherigen Ausführungen ist folgendes ohne weiteres zu schließen: Alle Eigenschaften, die im Gefüge des X-Chromosoms repräsentiert sind, werden geschlechtsbegrenzt vererbt. Sind gleichzeitig mehrere solche Eigenschaften vorhanden, so müssen sie korrelativ vererbt werden, also entweder alle vorhanden sein oder alle fehlen. Morgan fand nun bei seinen erwähnten Studien bei Drosophila, daß mehrere derartige Eigenschaften so vererbt wurden, als ob ein beliebiger Austausch zwischen ihnen möglich sei und nicht eine völlig feste Verbindung, wie es der gemeinsame Einschluß in ein Chromosom erfordert. Und zwar fanden diese „unerlaubten“ Kombinationen ausschließlich beim Männchen statt und dort in Zahlenverhältnissen, die den Stempel des Unregelmäßigen trugen und nur eines erkennen ließen, nämlich, daß manche Kombinationen sichtlich leicht und andere schwer zustande kommen. Das X-Chromosom des Männchens (von F_2), in dem die Eigenschaften liegen sollen, stammt nun von seiner Bastardmutter. Hier hatte es einen Partner, das andere X-Chromosom. Eine freie Kombination der betreffenden geschlechtsbegrenzten Eigenschaften ist daher nur möglich, wenn zwischen diesen beiden X-Chromosomen der Bastardmutter ein Austausch von Faktoren stattfand, auf dessen Umfang die Zahl der Kombinationen einen Rückschluß gestattet. Morgan greift nun eine von Janssens[1]) aufgestellte Theorie auf, die Theorie der Chiasmatypie, um eine Basis für die Interpretation zu finden. Es ist eine Tatsache, daß sich in gewissen Vorstadien der Reifeteilungen die beiden Partnerchromosomen umeinanderschlingen zu einem zopfartigen Bild. Dabei können die sich kreuzenden Chromosomenschenkel miteinander verschmelzen und dann bei der nachfolgenden

---

[1]) Janssens, F. A., La théorie de la Chiasmatypie, La Cellule 25, 1909.

Teilung in nicht ganz der gleichen Zusammensetzung voneinander getrennt werden, die sie vor ihrer Vereinigung hatten. Es hat ein Austausch von Material stattgefunden. Da die konjugierten Chromosomen aber dann nach Zufall auseinander geteilt werden, so wird nach Wahrscheinlichkeit im Durchschnitt doch die Hälfte der reduzierten Chromosomen je einen Faktor schließlich erhalten. Morgan meint nun, daß, wenn die Repräsentanten der Faktoren linear im Chromosom hintereinander geordnet sind, solche, die dicht beieinanderliegen, Chance haben beisammen zu bleiben und daher korrelativ (assoziiert) vererbt werden. Werden aber hie und da auch solche ausgetauscht, so entstehen die unerwarteten Kombinationen, die in ganz geringer Zahl zum Teil auftreten. Da ein derartiger Austausch aber nur beim Weibchen statthaben kann — beim Männchen hat ja das X-Chromosom keinen Partner — so können die betreffenden Kombinationen sich dann in F_2 nur bei den Männchen finden. Ob diese Interpretation eine gesunde Grundlage hat, ist schwer im Augenblick zu sagen. Eines aber ist auch unsere Ansicht: daß die neuerdings von Bateson, Punnett, Gregory, Baur, Miß Saunders bei Pflanzen gefundenen merkwürdigen Erscheinungen der Faktorenabstoßung und Koppelung und ihre Abhängigseit von der Richtung der Kreuzung nur in besonderen Chromosomenmechanismen ihre Erklärung finden wird, die vielleicht auch mit den Geschlechtschromosomen in Zusammenhang stehen. Eine solche läßt sich schon jetzt auf Grund der vorhergehenden Überlegungen ganz gut vorstellen. Die betreffenden Tatsachen sind einfach die, daß bei bestimmten Kreuzungen der Bastard nicht wie sonst die Gameten mit den verschiedenen Faktorenkombinationen in gleicher Zahl liefert, sondern daß die der Faktorenzusammensetzung der Eltern gleichenden Kombinationen häufiger gebildet werden. Bei der Kreuzung AB × ab bildet also der Bastard nicht die Gameten AB, Ab, aB, ab in gleicher Zahl, sondern im Verhältnis nAB : Ab : aB : nab und entsprechend bei der Kreuzung Ab × aB die Gameten AB : nAb : naB : ab. n schien dabei zunächst eine bestimmte Zahl zu sein (Bateson, Punnett), es zeigt sich aber immer mehr, daß sie eine beliebige sein kann (Baur). Da diese unvollständigen Abstoßungen resp. Koppelungen zwischen zwei Faktoren, die die Zahlenverschiebung bedingen, den vollständigen Abstoßungen bei der Geschlechtsvererbung einerseits, den unvollständigen bei Drosophila andererseits sehr gleichen, so wird wohl die Ursache auch die

gleiche sein. Das heißt, es werden wohl die betreffenden Faktoren in Chromosomen liegen (vielleicht auch den Geschlechtschromosomen?), die in der Synapsis mehr oder minder vollständig miteinander verschmelzen, und zwar müssen die Faktoren innerhalb eines Chromosoms enthalten sein. Aus der Größe der Zahl n ergibt sich die Wahrscheinlichkeit, mit der die betreffenden Determinanten in der Synapsis ausgetauscht werden als $\frac{1}{n}$. Nimmt man an, daß die Verschmelzungsstellen der homologen Chromosomen an bestimmten Punkten liegen, so wächst n mit größerer Entfernung der Lage des Erbfaktors von diesen Punkten im Chromosom. Da aber die Zahl n bei ein und demselben Versuch schwanken kann, so folgt entweder, daß die Faktoren in ihrer linearen Anordnung im Chromosom Schwankungen zeigen, oder daß die Verschmelzungs- und Austauschstellen zwischen den homologen Chromosomen nicht fest bestimmte sind. Könnte man die Zahl der Verschmelzungsstellen genau festlegen und könnte auch die Zahlen bestimmen, so ließe sich vielleicht daraus die Zahl der Determinanten im Chromosom berechnen.

Die Geschlechtsbestimmung.

Damit können wir nun die Beziehungen der Chromosomenlehre zur Geschlechtsvererbung verlassen und uns dem zweiten Hauptpunkt zuwenden, der Geschlechtsbestimmung. Die mendelistische Forschungsmethode will und kann sich nicht mit diesem Probleme abgeben. Sie führt die Vererbungserscheinungen auf gesetzmäßige Abläufe in der Verteilung und Gruppierung der Erbfaktoren zurück. Was diese sind, wie sie als Bestimmungsfaktoren, Determinanten, in die individuelle Entwicklung eingreifen, darüber werden Vorstellungen nicht gebildet, wenn nicht sogar ihre Bildung verabscheut wird. Für diese Forschungsmethode ist daher das Geschlechtsproblem mit der Aufdeckung des Erbmechanismus gelöst. Wie die angenommenen Erbfaktoren als Geschlechtsbestimmer wirken, wird nicht weiter gefragt. In diesem Sinne sagt denn auch Roux[1]) mit Recht: „Der Mendelismus lernt uns nur Tatsachen der Vererbung, nicht ihre Ursachen kennen". Die Frage nach der Geschlechtsbestimmung ist daher von diesem Gesichtspunkt aus identisch mit der Frage nach dem Wesen der Erbfaktoren. Da diese aber zunächst wohl nur hypothetisch beant-

---

[1]) Roux, W., Gutachten usw. Vortr. Aufs. Entwicklungsmech. Org. H. 15, 1912.

wortet werden kann, so kann auch die Zellforschung vor der Hand in diesem Punkt ausscheiden. Allerdings hatte man eine Zeitlang geglaubt, gerade von dem Gesichtspunkt der Chromosomenlehre aus für die Geschlechtsbestimmung wenigstens eine Antwort geben zu können. Montgomery, Wilson, R. Hertwig, Morgan, Boveri und ich selbst[2]) haben in verschiedener Weise sich in derartigen Gedankengängen versucht. Allen lag die Idee zugrunde, daß die Geschlechtsvererbung nicht auf das Vorhandensein von Geschlechtsfaktoren, Geschlechtsgenen zurückzuführen ist, also ein qualitativer Prozeß ist, sondern daß sie eine Art von quantitativer Leistung darstellt. Die einen nehmen an, daß die von Spermien mit dem X-Chromosom befruchteten Eier objektiv mehr Chromatin enthielten als die von Spermatozoen ohne X-Chromosom befruchteten, so daß die wirkliche Quantität an Chromatin das Geschlechtsbestimmende sei, entweder schlechthin (Morgan) oder indirekt durch Wirkung auf die Kernplasmarelation (R. Hertwig). Andere zeigten, daß dies so nicht denkbar ist, und daß es unabhängig von dem in den betreffenden Chromosomen niedergelegten Chromatinquantum nur darauf ankommt, ob eine oder zwei Portionen der Geschlechtssubstanz, der X-Substanz, vorliegen. In diesem Falle müßte sie irgendwie verschiedenartig in die trophischen Prozesse des Individuums eingreifen (Montgomery, Wilson, Boveri) oder die Geschlechtschromosomen sogar aus einer spezifischen Trophochromatinsubstanz bestehen, die den allgemeinen Stoffwechsel leitet, in dessen Intensität sich die Geschlechter unterscheiden (Goldschmidt). Wir haben uns in diesem Punkt hier kurz gefaßt, denn heute steht wohl keiner der genannten Autoren mehr auf dem Boden dieser Anschauungen. Die Mehrzahl, wie ich selbst auch, hält jetzt das Vorhandensein von Ge-

[2]) Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. dtsch. zool. Ges. 1905. Ders., Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem, ebda. 1906, 1907. Wilson, E. B., Studies on chromosomes III, Journ. exp. Zool. III, 1906. Ders., The chromosomes in Relation to the determination of sex., Science Progress No. 16, 1910. Morgan, T. H., A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids, Journ. exp. Zool. 7, 1909. Ders., Experimentelle Zoologie, Leipzig u. Berlin 1909. Boveri, Th., Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung, Sitzber. Phys. med. Ges. Würzburg 1900/00. Montgomery, F. H., Are particular chromosomes sex-determinants? Biol. Bull. 19. Ders., The cellular basis of the determination of sex, Internat. clinics, V. 1, 1911. Goldschmidt, R., Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre I, Arch. Zellforsch., V. 6, 1910.

schlechtsfaktoren für gesichert und das Wesen von deren geschlechtsbestimmendem Einfluß für identisch mit dem eigenschaftsbestimmenden Einfluß aller anderen Arten von Erbfaktoren. Wir werden darauf zum Schluß noch zurückkommen.

Die übergeordneten Faktoren.

Das Problem der Geschlechtsbestimmung hat aber auch noch andere Seiten, die an die Chromosomenlehre anzuknüpfen gestatten. In den Geschlechtschromosomen haben wir den Mechanismus kennen gelernt, der die normale Geschlechtsvererbung regelt. Nun wissen wir aber, daß dieser Mechanismus in verschiedener Weise in Gang gesetzt werden kann: Daß in gesetzmäßiger Weise unbefruchtete Daphniden- oder Blattlauseier bald nur Weibchen, nur Männchen oder beides geben, daß befruchtete Eier der gleichen Tiere stets nur Weibchen geben, daß bei den Rotatorien und Bienen die gleichen Eier unbefruchtet Männchen, befruchtet Weibchen liefern, daß aus befruchteten Eiern des getrenntgeschlechtlichen Angiostoma immer nur Hermaphroditen und umgekehrt entstehen. In vielen dieser Fälle hatte sich gezeigt, daß dies vom gleichen Chromosomenmechanismus bedingt wird durch in bestimmter Richtung verlaufende oder ausfallende Reifeteilungen, durch Zugrundegehen einer Sorte von Spermatozoen, durch Abortieren eines Chromosoms. Und da erhebt sich die Frage: Was läßt in solchen Fällen den Mechanismus laufen, welches sind **die übergeordneten Faktoren**, die imstande sind, in den Mechanismus richtend einzugreifen? Auf experimentellem Gebiet liegt hier ein reiches Material vor, über das zu berichten nicht meine Aufgabe ist. Ihr Gesamtergebnis ist wohl, daß entweder eine erbliche Konstitution vorliegen kann, daß sogenannte Geschlechtslinien existieren. Auf das Zytologische übertragen besagt das, daß erblich entweder ein Faktor oder eine übertragbare Substanz vorhanden ist, die den Chromosomenmechanismus so beeinflußt, daß z. B. das Ei stets oder nie die X-Chromosomen bei der Reduktionsteilung entfernt. Oder aber solche Substanzen entstehen in gesetzmäßiger Weise unter dem zusammenarbeitenden Einfluß von teils Außenfaktoren (Temperatur, Nahrung, Chemismus des Mediums) teils konstitutionellen Eigentümlichkeiten, die entstehen und sich steigern können. Der Effekt muß in allen Fällen der gleiche sein. Ist dies richtig, und nach den Ergebnissen der hochinteressanten Experimentaluntersuchungen an diesen Objekten ist dem so, dann heißt Geschlecht bestimmen, durch Hervorrufen der betreffenden Substanzen den Erbmechanismus der Chromo-

somen leiten, sei es durch Erzeugung von in bezug auf die Geschlechtschromosomen bestimmt gerichteten Reifeteilungen im Ei, sei es durch Außerfunktionsetzen einer Sorte von Spermatozoen.

Es ist klar, daß das auch eben so gut für einen anderen Punkt der Geschlechtsbestimmungsfrage gilt, das Zahlenverhältnis der Geschlechter. Die Mendelschen Erbformeln, ebenso wie der Chromosomenmechanismus müssen es zustande bringen, daß im Normalfalle stets die Zahl der beiden Geschlechter die gleiche, ihr Verhältnis 1 : 1 ist. Nun ist das zwar häufig der Fall, sehr oft aber nicht, vielmehr weicht das Zahlenverhältnis der Geschlechter oft in ganz bestimmter Weise hiervon ab[1]). Daß dies einer besonderen Erklärung bedarf, unterliegt keinem Zweifel und es ist auch schon von verschiedenen Seiten auf diese Lücke hingewiesen worden (Montgomery, Gulick, ich selbst, Schleip, R. Hertwig). Selbstverständlich muß bei Betrachtung solcher Fälle von vornherein ausgeschlossen bleiben, daß oft ein Geschlecht, teils in frühen Entwicklungsstadien, teils später, leichter den schädigenden Einflüssen der Außenwelt unterliegt, wie dies die Statistik für den Menschen lehrt und wie es jeder Züchter irgend welcher Tiere weiß. Aber auch davon abgesehen bestehen solche Abweichungen und nicht nur das, die Statistik wie das Experiment zeigt, daß sie von Außenfaktoren direkt abhängig sind (zusammenfassende Darstellungen bei Lenhossek, Goldschmidt, Schleip, R. Hertwig). Über die Art, wie dies denkbar ist, lassen sich verschiedene Vorstellungen bilden. Nach dem Vorausgehenden liegt es nahe, auch dafür die gleichen „übergeordneten Faktoren" verantwortlich zu machen. Von ihnen wissen wir, daß sie imstande sind, den Erbmechanismus nach einer bestimmten Seite so zu lenken, daß das digametische Geschlecht nur einerlei Gameten erzeugt. Wir wissen von ihnen, daß sie als erbliche Anlagen vorhanden sein können (Geschlechtslinien) und daß sie von Außen- wie von Innenfaktoren beeinflußbar sind. Und im Falle der erblichen Anlagen wird sogar ein bestimmtes abnormes Zahlenverhältnis der Geschlechter (richtiger Geschlechtserzeuger, wie hier nicht näher erklärt sei) vererbt (Punnett, Shull). Also dürfte es wohl zutreffen, daß die gleichen Faktoren es sind, die auch im Falle der einfachen zweigeschlechtigen Fortpflanzung durch Beeinflussung der Reifeteilungen, der Lebensfähigkeit gewisser Gametensorten oder der X-Chromosomen

[1]) Lit. s. bei Hertwig, Biol. Zentralbl. 1912 zitiert.

selbst das normale Geschlechtsverhältnis verschieben, wobei der betreffende Zustand der übergeordneten Faktoren erblich fixiert oder durch Außen- wie Innenfaktoren bedingt ist. Für alle Fälle dürfte aber diese zelluläre Erklärung wohl nicht zutreffen, vielmehr scheint es auch Fälle zu geben, bei denen es Zustandsänderungen im Wesen der Erbfaktoren (Potenzschwankungen) sind, die eine Verschiebung herbeiführen, wie ich a. a. O.[1]) näher ausgeführt habe.

Bestehen nun irgendwelche Anhaltepunkte, die auf das Wesen der übergeordneten Faktoren Schlüsse erlauben? Theoretisch ließe sich darüber manches ausführen. Doch ist das hier nicht unsere Aufgabe. Mir erscheint es höchst wahrscheinlich, daß wir hier an der Grenze angelangt sind, die der experimentell-morphologischen wie der zytologischen Arbeitsmethode gesteckt ist und daß hier nur die Arbeit der chemischen Physiologie und Serologie weiter führen kann. Die bloße Nennung der Begriffe Ermüdungsstoffe, spezifische Toxine möge andeuten, was gemeint ist. Trotzdem müssen wenigstens einige Versuche namhaft gemacht werden, rein zytologisch hier weiter zu kommen, wenn sie mir auch nicht gerade auf sehr sicherem Boden zu stehen scheinen. Der eine Versuch bezieht sich auf die oben erwähnten Phylloxerinen, bei denen ein Alternieren von parthenogenetischen und Geschlechtsgenerationen vorliegt. Die geschlechtlichen Weibchen und Männchen werden hier nun von besonderen Individuen erzeugt, die man die Sexuparen nennt. Sie sind äußerlich von gewöhnlichen parthenogenetischen Weibchen äußerst verschieden und erzeugen selbst entweder nur Männchen oder nur Weibchen. Von unserem physiologischen Standpunkt aus hieße das, daß bei den Sexuparen der Chemismus bereits irgendwie verändert ist — die engen Wechselbeziehungen zwischen Chemismus und Formgestaltung sind ja von Weinland[2]) so schön aufgezeigt worden — und darin der auf die Reifeteilung bestimmend wirkende übergeordnete Faktor gegeben ist. Morgan[3]), der die Zytologie dieser Tiere untersuchte, glaubt aber morphologisch nachweisbare, chromosomale Elemente gefunden zu haben, die bereits die Bildung der Sexuparen zellulär-determinativ bedingen sollen. Die Chromosomenzahl der Weibchen ist hier 6 und die der Männchen 5, was bei Bildung des Richtungskörpers der

[1]) Ztschr. ind. Abstammungsl. 7, 1912.

[2]) Weinland, E., Weitere Beobachtungen von Calliphora, Ztschr. Biol. 1907.

[3]) Morgan, T. H., The Elimination of the sex chromosomes etc., Journ. Exp. Zool. 12, 1912.

männlichen Sexuparen durch Entfernung eines X-Chromosoms bewirkt wird, wie oben geschildert wurde. Morgan glaubt nun gefunden zu haben, daß zu jedem X-Chromosom noch ein „kleines X-Chromosom“ als Anhängsel gehört. Wie nun bei der Reifeteilung der Eier der Sexuparen in den männchengebenden Eiern ein X-Chromosom entfernt wird, um die männliche Zahl 5 herzustellen, so soll entsprechend bei der Reifeteilung, die zur Bildung der Männchengebärer (männchenliefernde Sexupare) führt ein „kleines X-Chromosom“ von seinem großen X abgetrennt, und entfernt werden, so daß Männchen- und Weibchengebärer zwar den gleichen Bestand an richtigen X-Chromosomen erhalten, die Männchengebärer aber nur ein „kleines X-Element“ an Stelle der vorher und bei der Weibchengebärerin vorhandenen zwei. Damit wäre also der X-Chromosomenmechanismus mit Hilfe einer additionellen Sorte von Geschlechtschromosomen zweiten Ranges auch auf die Sexuparen übertragen und Morgans „kleine X-Chromosomen“ wären damit der morphologische Ausdruck unserer übergeordneten Faktoren. Die Tatsachen, die dieser Darstellung zugrunde liegen, sind allerdings noch viel zu unklar, um ihre Richtigkeit zu beweisen, und ehe das geschehen ist, scheint mir der hier eingeschlagene Erklärungsweg ein der ganzen Chromosomenlehre recht gefährlicher zu sein.

Ein zweiter durchaus analoger Versuch ist von Doncaster[1]) gemacht worden, der die Chromosomenverhältnisse der Gallwespe Neuroterus studierte. Ihr Entwicklungsgang ist der, daß befruchtete Eier überwintern und aus ihnen Wespen ausschlüpfen, die sich parthenogenetisch vermehren und zwar legen manche Weibchen nur Eier, die Weibchen liefern, sind also Weibchengebärer, während andere reine Männchengebärer sind. Die Männchen befruchten die Weibchen und diese legen dann die überwinternden Eier. Diese enthalten natürlich die diploide oder Normalzahl der Chromosomen, nämlich 20, somit auch die sich aus ihnen entwickelnden Frühjahrsweibchen. Deren Eier aber verhalten sich verschieden: die der Männchenerzeuger reduzieren ihre Chromosomenzahl auf 10, während die der Weibchenerzeuger ohne Reduktion, also mit 20 Chromosomen sich entwickeln. Die Eier der so erzeugten Geschlechtsweibchen erfahren dann natürlich eine Reduktion auf 10. Bei der Bildung der Samenzellen tritt aber

[1]) Doncaster, L., Gametogenesis of the Gall-Fly, Neuroterus lenticularis I u. II, Proc. R. Soc., B. 1910 u. 1911.

dann keine weitere Reduktion ein, sodaß sie ebenfalls 10 Chromosomen erhalten. Weshalb haploide Eier ♂ und diploide ♀ liefern, ist hier eben so unbekannt, wie bei der Biene oder bei den Sporen gewisser Pflanzen, da ein X-Chromosom nicht entdeckt werden konnte. Aus den befruchteten Eiern entstehen nun hier teils Männchenerzeuger, teils Weibchenerzeuger, so daß die Idee naheliegt, daß zweierlei Spermatozoen zur Befruchtung kamen. Es ist in der Tat bemerkenswert, daß bei der Biene, bei der es nur eine Sorte von ♀ gibt, von den 4 Samenzellen, die bei der Reifeteilung gebildet werden sollten, nur eine wirklich funktionsfähig wird (auch ohne Reduktion), während hier 2 davon funktionsfähig werden. In ihrem Chromosomenbestand sind sie beide identisch, aber manchmal findet Doncaster, daß eine dieser Spermatiden einen extranukleären Körper unbekannter Herkunft mitbekommt, der dann vielleicht für die Entstehung der einen Art von Sexuparen verantwortlich gemacht werden könnte. Die Verwandtschaft dieses „Körpers" mit Morgans Klein-X-Chromosom fällt ohne weiteres auf; die Skepsis ihm gegenüber ist aber auch zunächst die gleiche.

Hier ließe sich nun noch eine Beobachtung anschließen, die vielleicht geeignet sein könnte, einmal auf den richtigen Weg zu führen. Bei den Aphiden findet in der Spermatogenese, wie wir schon hörten, ein vergleichbarer Vorgang statt, indem die eine der beiden Spermatiden, die das X-Chromosom nicht erhält, abortiert. Nun stellte v. Baehr[1]) fest, daß die dem Untergang bestimmte Teilungshälfte, schon bevor die entscheidende Teilung ausgeführt ist, an ihrem geringeren Bestand an jenen merkwürdigen Zellbestandteilen, die man Mitochondrien, nennt, kenntlich ist. Sollten also vielleicht die Mitochondrien die gerade in der Spermatogenese von Bienen und Wespen auch besonders stark hervortreten und die ja sicher als Lipoide Substanzen darstellen, die mit dem Chemismus auf das engste zusammenhängen, vielleicht auch die Träger jener Substanzen sein, die wir als die übergeordneten Faktoren bezeichneten? Es ist unnütz, darüber nachzudenken, aber da gerade die Mitochondrien — wenigstens ein Teil von dem, was dieser Sammelbegriff umfaßt — einen der wenigen chemisch einigermaßen definierbaren Zellbestandteile bilden, der sich gleichzeitig morphologisch darstellen läßt, so muß eine solche Möglichkeit, wenigstens bei weiteren Studien, im Auge behalten werden.

---

[1]) A. a. O.

Praktische Folgerungen. Zum Schluß dieses Abschnittes noch ein Wort darüber, was sich aus den zytologischen Tatsachen praktisch für die Geschlechtsbestimmung ergibt. Die wichtigste Folgerung ist sicher die, daß eine willkürliche Geschlechtsbestimmung auch im Rahmen des normalen Erbmechanismus möglich ist oder, richtiger gesagt, denkbar ist. Sollte es einmal gelingen, mit Hilfe chemischer oder serologischer Tatsachen dem Wesen der „übergeordneten Faktoren" näher zu kommen, so wäre es auch denkbar, daß es gelänge, mit ihnen willkürlich zu arbeiten. Ist das weibliche Geschlecht das heterogametische, so könnten die Reduktionsteilungen in bestimmte Richtungen gelenkt werden, so wie es unbekannte Kräfte bei den Phylloxerinen tun, ist es das männliche Geschlecht, so könnte das Zugrundegehen einer Spermienart erzwungen werden. Ja vielleicht wäre mit letzterer Möglichkeit schon jetzt zu rechnen, noch ehe jene Faktoren erkannt sind.

Die Chromosomen als Träger der Erbeigenschaften. Doch damit haben wir schon die Grenzen der Tatsachenforschung überschritten und wollen lieber in dieser Richtung nicht mehr weitergehen, sondern noch einmal zu den Grundtatsachen, auf denen unsere Erörterungen sich aufbauen, zurückkehren. Wir haben unsere ganzen Ausführungen auf die Basis gestellt, die von der Mehrzahl der Autoren für die beste gehalten wird, auf die Basis der Annahme, daß die Chromosomen die Träger der Erbeigenschaften sind. Nun ist diese Annahme schon vielfach mit ernsten Argumenten bekämpft worden und wir müssen zum Schluß noch kurz darauf eingehen, ob die Chromosomentheorie irgendwie als erschüttert gelten kann. Es ist dabei nicht unsere Absicht, die ganze Frage hier aufzurollen; das ist in neuerer Zeit so oft geschehen, daß einfach auf die betreffenden Diskussionen von O. Hertwig, Strasburger, Boveri, Rabl, Häcker, Fick, Meves, Lundegårdh, Demoll, Godlevski, Herbst, Correns u. a.[1]) verwiesen werden kann. Wenn wir von der jeder Über-

---

[1]) Hertwig, O., Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre, Jena 1909. Ders., Allgemeine Biologie, 4. Aufl. 1912. Strasburger, E., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung, Jahrb. wiss. Bot. 45, 1908. Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904. Ders., Zellenstudien, H. 6, 1907. Rabl, C., Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung, Leipzig 1906. Häcker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, Zool. Jahrb. Suppl. 7, 1904. Ders., Die Chromosomen

zeugungskraft entbehrenden Annahme von Meves absehen, daß die Mitochondrien die Träger der Erbanlagen seien, ist bei genauer Betrachtung die Differenz zwischen den Standpunkten dieser verschiedenen Autoren gar keine so große, wie es zunächst scheinen möchte. Wenn man sich der Ausdrucksweise bedient, daß in den Chromosomen die Träger der Erbeigenschaften zu sehen seien, so involviert das allerdings eine falsche Vorstellung und obwohl wir sie selbst bisher benutzt haben, so sei hier festgestellt, daß dies nur eine bequeme Art, sich verständlich zu machen, ist und daß bei einer speziellen Betrachtung des Problems dafür exaktere Begriffe eingesetzt werden müssen. Wohl keiner von den Forschern, die die Chromosomenlehre der Vererbung vertreten, steht auf dem Standpunkt, den man mit dem Ausdruck „Kernmonopol" bezeichnet. O. Hertwig spricht neben einer Vererbung durch den Kern auch von einer Vererbung durch das Protoplasma, nicht viel anders Boveri, Häcker u. a. Betrachtet man aber die vorliegenden Experimentaltatsachen ruhig, so scheint die Rolle der Chromosomen in Vererbungsfragen ganz klar zu sein, wenn man nur sich von dem Begriff der Vererbungsträger frei macht. Nehmen wir auf der einen Seite Boveris oben referierte Untersuchungen über die qualitative Verschiedenheit der Chromosomen. Fehlten einem Keimbezirk der Seeigellarve gewisse Chromosomen, so ergab er Defektbildungen. Es wird niemand sagen wollen, daß der betreffende Bezirk nicht Seeigellarve war: er war eine kranke Seeigellarve. Eine jede seiner Zellen war trotzdem eine Seeigelzelle. Ein Vergleich wird sogleich erkennen lassen, wohin wir wollen. Fehlt einem Kind die Schilddrüse, so wird es wohl ein Idiot mit allen dazu gehörigen körperlichen und psychischen Eigen-

---

als angenommene Vererbungsträger, Erg. Fortschr. Zool. 1, 1907. Ders., Allgemeine Vererbungslehre, II. Aufl., Braunschweig 1912. Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln, Ergebn. Anat. Entwicklgsgesch. 16, 1906. Meves, F., Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, Arch. mikr. An. 72, 1908. Godlevski, E., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie, Arch. Entwicklgsmech. 20, 1906. Ders., Das Vererbungsproblem im Licht der Entwicklungsmechanik betrachtet, Leipzig 1909. Lundegårdh, H., Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen, Jahrb. wiss. Bot. 48, 1910. Demoll, R., Zur Lokalisation der Erbanlagen, Zool. Jahrb. (Allg. Abt.) 30, 1910. Herbst, C., Vererbungsstudien, IV—VII, Arch. f. Entwicklgsmech. Bd. 22, 24, 27, 32, 1906—1912. Correns, C., Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung, Ztschr. ind. Abstammungsl., V. 2, 1909.

schaften. Trotzdem gehört es der Spezies homo sapiens mit jeder Zelle seines Körpers an: Die Anlagen der Arteigenschaften sind da, aber es fehlen die von der Schilddrüse produzierten Hormone, die zu deren normaler Ausbildung und Vollendung nötig sind. Sollte es sich in jenem Fall und auch in allen anderen Fällen mit den Chromosomen nicht ähnlich verhalten? Die Anlagen werden von den ganzen Geschlechtszellen vererbt, ja vielleicht vorzugsweise oder ganz im Plasma. Aber die „Ausführungsursachen" im Sinne Rouxs, die Stoffe, die die Vollendung des Gegebenen bedingen, wir können direkt sagen „die Hormone der definitiven Gestaltung" werden von den Chromosomen getragen. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es auch nicht merkwürdig, wenn nach Godlewski ein kernloses Seeigeleifragment mit Antedonsamen befruchtet, sich zunächst wie ein Seeigel entwickelt. Was aber in dem Moment geschehen wäre, in dem jene Hormone in den Entwicklungsgang eingreifen müssen, das wäre der entscheidende Punkt. Gerade die Vererbung des Geschlechts und noch mehr der sekundären Geschlechtscharaktere gibt uns ein Beispiel an die Hand, das auf die Richtigkeit derartiger Vorstellungen deutet. Hier haben wir mit aller denkbaren Sicherheit Eigenschaften vor uns, die in irgend einer Beziehung zu einem bestimmten Chromosom stehen müssen. Die betreffenden Eigenschaften sind aber nicht Anlagen. Sondern sie sind spezifische Modifikationen der gesamten Arteigenschaften. Erblich fixirt sind diese und nur die definitive Richtung, in der sie sich entwickeln, wird durch jenes Chromosom, sagen wir ruhig durch seine Hormone, bedingt. Und so wird es denn mit den anderen Chromosomen auch nicht anders sein. Diese Andeutungen mögen hier genügen[1]). Richtig betrachtet bietet also die Chromosomenlehre der Vererbung keinerlei Schwierigkeiten.

Damit sind wir am Schlusse unserer Ausführungen angelangt. Bei der außerordentlichen Fülle des Tatsachenmaterials, das heute auf jedem Gebiet vorliegt, mußten sie sich naturgemäß auf eine gewisse Auswahl beschränken, wobei das in den Vordergrund gestellt ist, was uns im Augenblick als das wichtigste erscheint, nämlich die Wechselbeziehungen zwischen den Ergebnissen der Zytologie und denen der experimentellen Forschung. Wir konnten uns dabei davon überzeugen, daß an vielen Punkten eine völlige

[1]) Wie richtig der Kern dieser Anschauungen ist, wird sich aus einer demnächst im Arch. f. Zellf. erscheinenden Arbeit über die Merogonie der Oenotherabastarde ergeben.

Harmonie in den Resultaten erzielt ist und daß die beiden Forschungszweige schon jetzt sich gegenseitig reichlich Licht spenden. Und das führt uns zu den Ausführungen zurück, mit denen wir diesen Vortrag einleiteten, der Diskussion über den Wert der verschiedenen Forschungsrichtungen. Das mitgeteilte Tatsachenmaterial dürfte wohl besser als viele Worte den Beweis erbracht haben, daß die beiden großen Straßen, auf denen die Jünger der Vererbungswissenschaft wandern, jede in ihrer Art gut zum Ziele führen. Je mehr aber sich beide Richtungen gegenseitig fördern und anregen, um so besser wird der Erfolg für beide sein. Denn es ist

„— — mit der Gedankenfabrik
Wie mit einem Webermeisterstück,
Wo ein Tritt tausend Fäden regt,
Die Schifflein herüber hinüberschießen,
Die Fäden ungesehen fließen,
Ein Schlag tausend Verbindungen schlägt.“

München, im Juli 1912

